

Н.В.СТЕПАНОВ

ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ



МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
КРАСНОЯРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Н.В. Степанов

ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Учебное пособие

Рекомендовано Сибирским региональным учебно-методическим центром высшего профессионального образования для межвузовского использования в качестве учебного пособия по специальностям 013500 «Биоэкология», 011600 «Биология», 013100 «Экология», 012300 «Биохимия»; направлениям подготовки 511100 «Экология и природопользование», 510600 «Биология»

Красноярск 2003

УДК 58
ББК 28.5
С79

Рецензенты: д-р биол. наук А.Н. Васильев
канд. биол. наук Е.М. Антипова

Редактор А.А. Назимова
Корректор Т.Е. Бастрыгина

Степанов Н.В.
С79 Высшие споровые растения: Учеб.пособие / Краснояр. гос. ун-т.
Красноярск, 2003. 180 с.

В учебном пособии дан обзор важнейших в филогенетическом отношении таксонов высших споровых растений от риниофитов до папоротников. Приводятся важнейшие признаки от отделов и до видового уровня. При этом особое внимание уделяется не только ключевым в эволюции растений представителям, но и самым распространенным в Сибирском регионе. Также уделяется внимание и редким современным видам.

Предназначено для студентов биологических специальностей университетов.

© Н.В. Степанов, 2003

ISBN 5-7638-0263-2

ПРЕДИСЛОВИЕ

Систематика растений (в вузах чаще называемая “ботаникой”), прошла длительный исторический путь, накопила бесконечно большое количество фактов, сделала множество важных открытий, послужила фундаментом для становления биологии. В настоящее время систематика растений не утратила своей важности как наука. Она, наравне с систематикой других организмов, - азбука биологии.

Нельзя не отметить, однако, что при всех успехах ботаники существует и немало проблем, связанных с преподаванием ее как предмета. Несмотря на обилие учебников, почти все они представляют собой не только старые, но и редкие, почти антикварные издания. Есть, конечно, книги, где материал изложен последовательно и доступно, интересно. Сказанное всецело можно отнести к учебнику “Ботаника (систематика растений)” Н.А.Комарницкого, Л.В.Кудряшова и А.А.Уранова, выдержавшему много изданий. В меньшей степени это относится к многотомной энциклопедии “Жизнь растений”, используемой в качестве учебника только из-за недостатка подходящей литературы.

В настоящее время изменилось не только систематическое положение многих таксонов, но и их названия; пересмотрено происхождение многих групп растений. К сожалению, большая часть полезных сведений рассеяна по многочисленным публикациям. В существующих отечественных учебниках по ботанике не учтен полезный опыт в изложении материала, принятый в учебной литературе по зоологии, где эволюционная филогения логически связывает все факты. В вузовской ботанике не предложено такого фундаментального принципа, и материал, таким образом, не представляет чего-то целостного, а напоминает скорее справочник, предназначенный для заучивания почти наизусть. Анатомия и морфология растений изучается независимо от систематики (в зоологии во взаимосвязи). Не по этой ли причине даже во многих научных изданиях (не говоря уже об учебниках) царит полная терминологическая неразбериха? Такие обычные понятия, как “стебель” и “лист”, имеют совершенно неопределенное значение. Между тем очень спорный вопрос: можно ли уравнивать осевые органы у всех растений, называя их “стеблями”, и все уплощенные фотосинтезирующие - “листьями”? Стоит ли удивляться, когда студенты вполне серьезно заявляют, что “жизненный цикл - это чередование различных способов размножения...”, что у покрытосеменных “...часть женского пола становилась стерильной, уплощалась и дифференцировалась в листоподобную структуру”, а “пчела садится на цветок и оплодотворяет его”?

В предлагаемом учебном пособии не преследовалась цель построить целостную логику курса систематики высших споровых растений. В современных условиях первичная задача - элементарная ревизия и выверенная система таксонов. Безусловно, невозможно было обойтись без их кратких характеристик. Хотя филогенетические связи в данном издании почти не освещаются, система соподчинения таксонов позволяет получить целостное представление о рассматриваемых высших споровых растениях как о единой группе.

ВВЕДЕНИЕ

Материал учебного пособия изложен в виде последовательного перечня таксонов. Все они объединены подчинением надцарству эукариот, царству растений и подцарству высших растений. Основные таксономические единицы в этом перечне - отделы. Вначале рассматриваются самые примитивные и древние из них, затем более сложные. Таксоны более мелкого ранга расположены по той же системе, что и крупные: классы внутри отдела, порядки - внутри класса и т.д.

Названия и ранги таксонов приведены на латыни, в исключительных случаях - с переводом на русский язык. Это связано с тем, что в рассматриваемом перечне названия более крупных, чем род, таксонов не имеют русскоязычных аналогов либо являются общеизвестными.

Приняты следующие названия рангов таксонов:

- Superregnum - надцарство;
- Regnum - царство;
- Subregnum - подцарство;
- Divisio - отдел;
- Classis - класс;
- (Subclassis) - подкласс;
- (Superordo) - надпорядок;
- Ordo - порядок;
- (Subordo) - подпорядок;
- Familia - семейство;
- (Subfamilia) - подсемейство;
- Genus - род.

Каждый таксон высокого ранга имеет краткую морфологическую и филогенетическую характеристику, а также важнейшие особенности жизненного цикла. Для таксонов низких рангов приведены более подробные данные по экологии и географии.

SUPERREGNUM EUCARYOTA

Характеризуются особым типом организации клетки: присутствует оформленное ядро, снабженное типичной оболочкой (двойная мембрана) и ядрышком; есть внеядерный митотический аппарат в виде микротрубочек, митохондрии, аппарат Гольджи, кинетосомы, жгутики и другие органеллы; клеточная стенка включает хитин или целлюлозу; представлены половой процесс и смена ядерных фаз (гаплоидной и диплоидной).

REGNUM VEGETABILIA (CHLOROBIONTA, PLANTAE)

Растения - одно из самых представленных царств Земли. Растения фотосинтезирующие организмы, имеющие характерный набор пигментов: хлорофиллы а и b, астаксантин, лютеин, виолаксантин, неоксантин, зеаксантин. Другие признаки - наличие крахмала в качестве основного продукта ассимиляции и целлюлозы в клеточных стенках; осуществление синтеза лизина через диаминопимелиновую кислоту; двухмембранные пластиды; центрифугальный цитокinesis; расположение тилакоидов в хлоропластах; уплощенные или пластинчатые кристы митохондрий; отсутствие фаготрофии.

SUBREGNUM EMBRYOBIONTA

Высшие растения, берущие начало от водорослей, приспособляются к условиям суши, до этого эффективно незаселенной (конец силурийского периода палеозойской эры, около 420-440 млн лет назад). Имеют тканевое (не слоевищное) строение; устьица; споры с плотными, инертными оболочками; органы полового размножения - архегонии (женские) и антеридии (мужские) многоклеточные; в жизненном цикле преобладает спорофит (очень редко - у мхов - гаметофит); исходный уровень соматической организации - телом. В последующем появляются синтелом, предпобег и побег.

DIVISIO RHYNIOPHYTA

Один из самых примитивных и самый древний отдел из известных науке высших растений. Уровень соматической организации - телом. Спорофит очень примитивный, не разделен на органы (нет корней, стеблей и листьев). Для обозначения осевых частей растения можно использовать термин "телом", при необходимости отмечая его тип по прижизненному положению в пространстве: ортотропный (вертикальный) те-

лом, называемый также каулоид; плагиотропный (горизонтальный) телом - ризомоид. Имеются ризоиды. Вегетативные и генеративные теломы внешне сходны и представлены зелеными осями, различным образом разветвленными. Спорангии терминальные, одиночные.

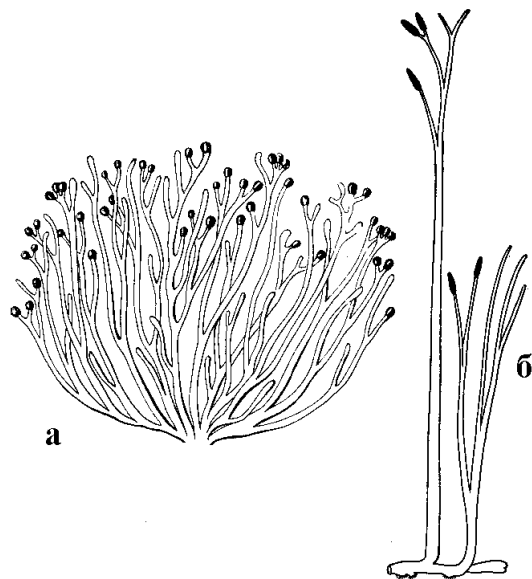


Рис.1. Древнейшие высшие растения. *Cooksonia caledonica*: а - общий вид; *Rhynia major*: б - общий вид.

CLASSIS RHYNIOPSIDA

Спорангии верхушечные шаровидные или яйцевидные; протоксилема центрархная.

Ordo Rhyniales

Ветвление дихотомическое или трихотомическое, изотомическое или анизотомическое; теломы (оси) гладкие; споры округлые с отчетливой трехлучевой щелью.



Рис.2. Фертильные ветви *Psilophyton crenulatum* (а) и *Pertica quadrifaria* (б).

Familia Rhyniaceae

Cooksonia caledonica (Куксония каледонская). Самое древнее из известных высших растений. Встречалась в верхах силура в Западной Европе (Уэльс в Англии). Другие виды этого же рода произрастали на юге Средней Сибири в пределах Минусинской котловины. Теломы только ортотропные - дихотомирующие каулоиды (рис.1а). Спорангии шаровидные или почковидные около 3 мм в диаметре.

Rhynia major (Риния большая). Встречалась в нижнем девоне. Известна из одного пункта Западной Европы. Родовое название дано по названию географического пункта: деревня Райни графства Аберденшир в Шотландии. Характеризуется плагиотропными (ризомоид) и дихотомирующими ортотропными (каулоид) теломы (рис.1б). Спорангии яйцевидной формы - до 10 мм длины и 3-4 мм в диаметре. Осевые части - теломы двух типов, голые, равнодихотомически ветвящиеся. Горизонтальные (плагиотропные) теломы - ризомоиды, имеют ризоиды, играют важную роль в "захвате" новых территорий, вегетативном размножении и расселении ринии. Вертикальные (ортотропные) теломы - каулоиды. Эти

органы необходимы для осуществления фотоминтеза и бесполого размножения. Высота растения - около 50 см, диаметр осей около 5-6 мм.

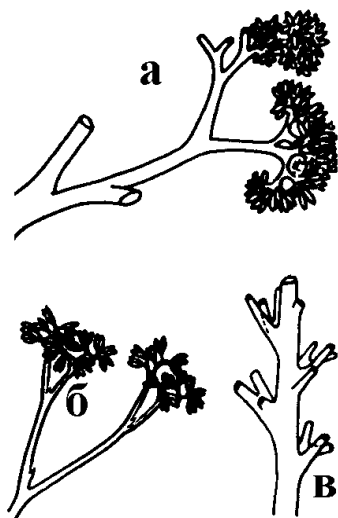


Рис.3. Расположение спорангиев и характер ветвления у псилофитов: *Psilophyton dawsonii* (а), *Pertica quadrifaria* (б) и *Trimerophyton robustus* (в).

Rhynia gwynne-vaughanii (Риния Гвин-Вона). Встречалась в нижнем девоне Западной Европы там же, где и предыдущий вид. Ветвление комбинированное - дихотомическое и моноподиальное. Внешне похожа на предыдущий таксон, но после спороношения происходило перевершинивание каулоидов за счет ответвления ниже спорангия. Высота растения до 20 см, диаметр осей 2-3 мм.

Steganotheca striata (Стеганотека полосатая). Ближайший родственник рода Куксонии, в отличие от которой имеет спорангии с усеченной и утолщенной верхушкой. Встречалась в верхнем силуре в Западной Европе. Родовое название производится от сочетания слов "stego-" + "theca", означающих "закрывающаяся коробочка" - по форме генеративных частей. Спорангии эллиптические с утолщенной и усеченной верхушкой.

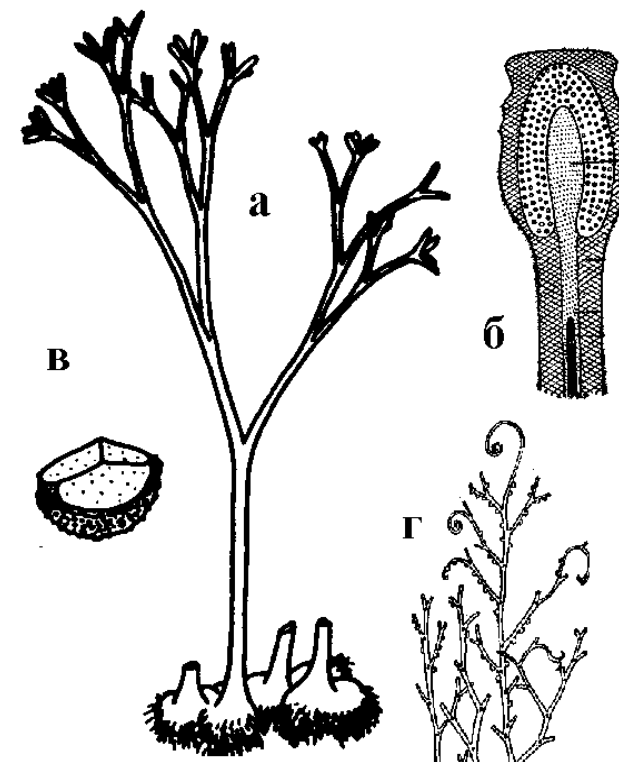


Рис.4. *Horneophyton lignieri*: а - внешний вид; б - строение спорангия; в - спора; *Gosslingia*: г - общий вид генеративной ветви.

Ordo Psilophytales (Trimerophytales)

У псилофитов в отличие от риниевых можно наблюдать оси разных порядков, различным образом утолщенные; боковые ответвления упорядоченно расположенные; наблюдается группирование спорангиев на особых ответвлениях, т.е. сделан первый шаг в направлении синтеломы; генеративные теломы анатомически отличаются от вегетативных; тенденции к уплощению осей; появляются листовидные органы энационной природы.

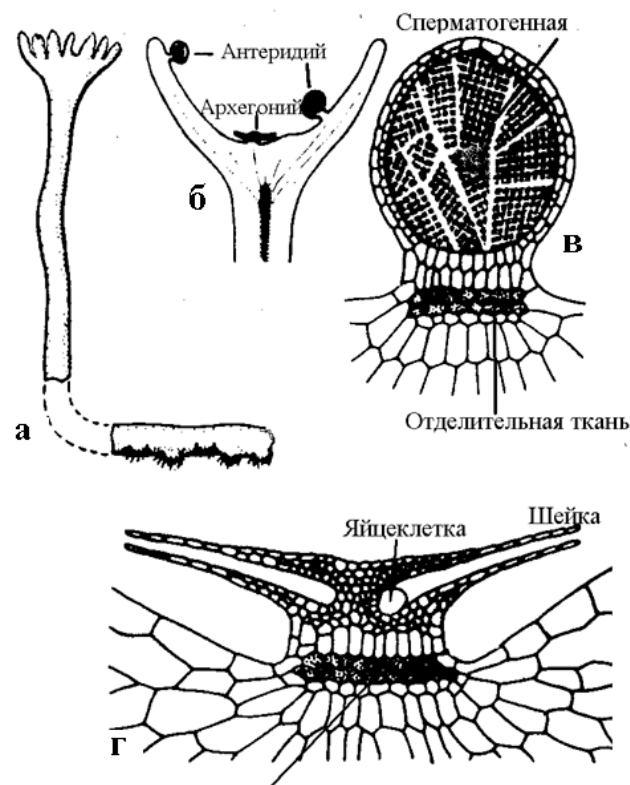


Рис. 5. Реконструкция внешнего вида (а) гаметангиофор (б), антеридий (в) и архегоний (г) *Lyonophyton rhyniense*.

Familia Psilophytaceae

Psilophyton princeps (Псилофит первичный). Встречался в нижнем девоне. Известен с полуострова Гаспе в Восточной Канаде. Другие виды рода встречались до среднего девона в Евразии и Северной Америке до арктического побережья. Имеет неравномерно ветвящиеся оси, от которых отходят разветвленные оси более высокого порядка, от которых отходят разветвленные оси более высокого порядка. Спороносные ветви вильчато делятся до семи раз и заканчиваются парами веретеновидных спорангиев. Толстые оси покрыты редкими эмергенциями, увеличивающими фотосинтезирующую поверхность (рис.2а).

Проводящая система протостелическая; протоксилема центральная, окружена массивной метаксилемой. Родовое название в переводе означает "голорос" - по характеру внешнего вида.

Trimerophyton robustus (Тримерофит мощный). Встречался в нижнем девоне Северной Америки. Характеризуется особым типом ветвления: в каждом случае вбок отходят сразу три равнозначные ветви от более толстой главной оси. В дальнейшем каждая из ветвей повторно трижды разветвляется. Родовое название означает: "трехмерное растение" - по характеру роста и ветвления.

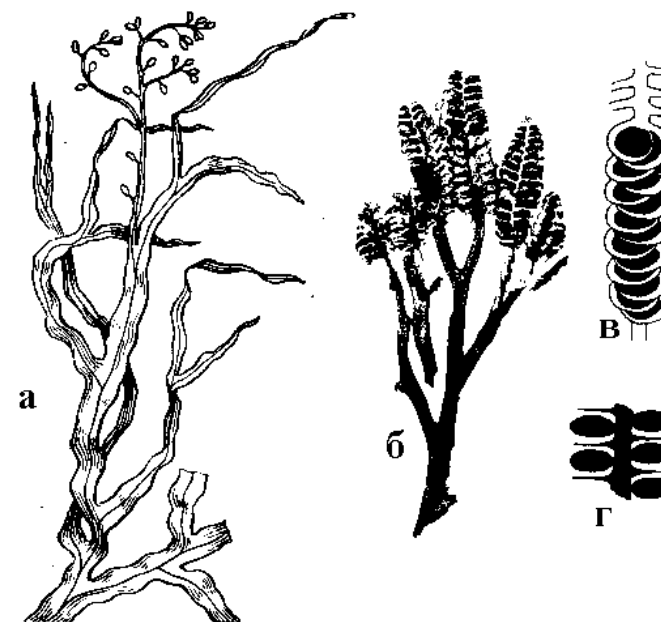


Рис.6. Часть растения *Taeniocrada* (а), фертильная ветвь *Protobarinophyton obrutschevii* (б), схема строения стробил баринофитона (в) и криптофитона (г).

Pertica quadrifaria (Пертика четырехрядная). Встречалась в нижнем девоне Северной Америки. Как и предыдущий представитель, имеет особый тип ветвления: от развитой главной оси, достигающей 3 м высоты, мутовчато или спирально отходят ветви второго порядка, каждая из которых многократно дихотомически разветвляется (рис.2б).

CLASSIS HORNEOPHYTOPSIDA

Известен только один род. Плагиотропные теломы отсутствуют. Ортотропные теломы внизу заканчиваются клубневидными органами, покрытыми тонкими ризоидами, без проводящих тканей.

Ordo Horneophytales

Familia Horneophytaceae

Horneophyton lignieri. Встречался в нижнем девоне в Великобритании. Ортотропные части дихотомически ветвистые, заканчивающиеся удлинненно-эллиптическими спорангиями. В спорангиях развита колонка - участок стерильной ткани в центре.

Сателлитные таксоны отдела RHYNIOPHYTA

Это представители, которые, несомненно, могут быть отнесены к отделу риниевых, но, вследствие их недостаточной изученности, более точное систематическое положение не установлено.

Lyonophyton rhyniense (Лионофитон риниевый). Встречался в нижнем девоне Западной Европы. Родовое название образовано от сочетания слов “лев”+”растение” - по форме расширенной терминальной части растений, напоминающих лапу льва. Предположительно является гаметофитом каких-либо риниевых. Внутри верхушечного расширения, имеющего лопастной край, зафиксированы структуры, очень напоминающие гаметангии. Архегонии располагались на самом дне “чаши” и имели длинную шейку, направленную к периферии. Внутри архегония выделяется крупная яйцеклетка. Булавовидные антеридии располагались на внутренних стенках “чаши” несколько ниже края среди парафизоподобных выростов стерильной ткани. Ось гаметангиофора устроена аналогично оси ринии и хорнеофитона.

Genus *Taeniocrada* (Тениокрада). Несколько видов рода встречалось в течение девонского периода на территориях Западной Европы, Северной Америки (штат Нью-Йорк), юга Западной и Средней Сибири. В последнем случае - наиболее древние образцы. Растение водное. Теломы ветвящиеся, уплощенные - в виде лент (рис. 6а), протостелические. Спорангии эллиптические (как у риниевых), собраны в терминальные или боковые кисти. У некоторых видов прикреплялись к теломам сбоку. Родовое название произведено от “taeniatus”, что означает “лентовидный” по уплощенному виду осевых структур.

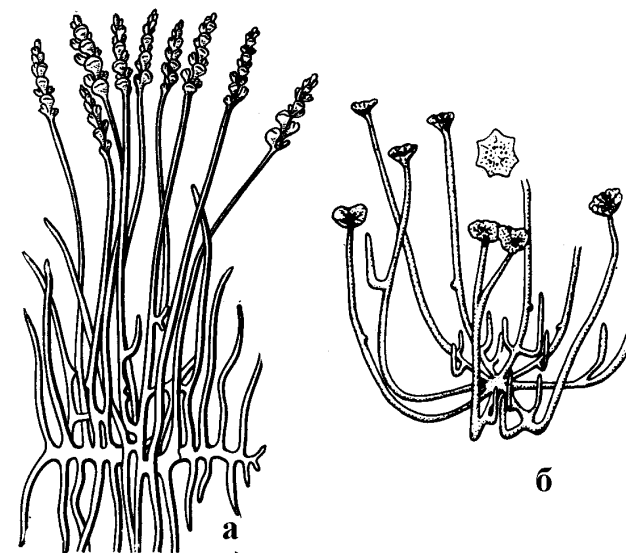


Рис.7. Внешний вид представителей *Zosterophyllum* (a) и *Sciadophyton* (б).

DIVISIO ZOSTEROPHYLLOPHYTA

Первые высшие растения, имеющие синтелом, результат объединения теломов. Осевые части растения можно обозначить термином “синтелом” (стебли отсутствуют). Спорангии округлые или поперечно вытянутые, собраны в терминальные образования типа стробил или рассеяны по оси, имеют небольшую ножку, а также поперечную дистальную щель, способствующую вскрытию структуры. Стенки спорангиев в районе щели утолщены. Протоксилома экзархная, в нечетких группах или диффузно рассеянная по периферии ксилемы. Впервые появляются органы, напоминающие корни. У некоторых представителей в месте ветвления осей наблюдается остаток пазушной оси. Включает единственный класс, порядок и семейство. Их анатомо-морфологическая характеристика совпадает с таковой отдела.

CLASSIS ZOSTEROPHYLLOPSIDA

Ordo Zosterophyllales

Familia Zosterophyllaceae

Genus *Zosterophyllum* (Зостерофиллум). Известно 5 видов рода. Встречались в нижнем девоне. Известны из Ферганской впадины, Шотландии, Средней Европы, Австралии, Торгашино на Енисее у г. Красноярска. Растения имеют разнотипные синтеломы: плагиотропные - стелющиеся по субстрату (или внутри субстрата), а также два вида ортотропных. Вверх направленные синтеломы - вегетирующие или спороносящие; вниз направленные - играют функцию корней. Спорангии собраны в верхушечные стробилы (в одном стробиле может быть до 60 спорангиев).

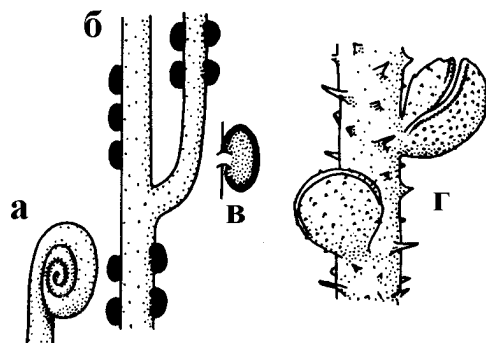


Рис.8. Древнейшие зостерофилловые. *Oricilla bilinearis*: а - верхушка молодого синтелома; б - фертильная ветвь; в - схема строения спорангия; *Sawdonia acanthotheca*: г - участок фертильной ветви.

Sawdonia ornata (Содония украшенная). Встречалась в нижнем девоне Западной Сибири. Осевые органы покрыты эмергенциями. Спорангии почковидные, также имеют небольшие эмергенции, располагались небольшими группами в средних частях синтеломов. Концевые растущие меристематические участки улитковидно свернутые.

Genus *Gosslingia* (Госслингия). Известна из нижнего девона Южного Уэльса (Великобритания). Ортотропные части растения вырастали до 50 см высотой и отходили от ветвящегося ризоида, покрытого ризоидами. Спорангии были равномерно рассеяны по дихотомически ветвящимся осям, имевшим диаметр от 0,5 до 4 мм. Верхушки ветвей спирально закрученные. В местах ветвления осей наблюдался остаток пазушной оси. Корни отсутствовали.

Genus *Crenaticaulis* (Кренатикаулис). Описан из нижнего девона с полуострова Гаспе. Близкородствен Госслингии и внешне очень на нее похож. Отличается строением спорангиев, раскрывавшихся при созревании на две резко неравные части. Название рода образовано от слов "городчатый" и "стебель" - по характерной бугристости (благодаря спорангиям) осей растения.

Genus *Renalia* (Реналия). Встречалась в нижнем девоне Северной Америки. Таксон имеет промежуточные признаки, переходные к риниевым, - внешний вид, теломный уровень организации. По анатомическому строению - несомненный представитель отдела *Zosterophyllophyta*.

Oricilla bilinearis (Орицилла двулинейная). Встречалась в нижнем девоне Северной Америки. Имела спорангии, расположенные в два ряда по осевым органам.

Сателлитные таксоны отдела ZOSTEROPHYLLOPHYTA

Сателлитный (спутниковый) таксон отдела, очевидно, является гаметофитом каких-то представителей зостерофилловых. Вследствие недостаточности данных, касающихся жизненного цикла вымерших древнейших растений, более точная таксономическая характеристика пока невозможна.

Genus *Sciadophyton* (Сциадофитон). Нижний девон Западной Германии, Бельгии, Канады, Западной Сибири. Название означает: "растение тени". Как и Лионофитон риниевый, по предположению специалистов, является гаметофитом каких-то зостерофилловых (очевидно, рода *Zosterophyllum*).

DIVISIO PSILOTOPHYTA

Небольшой, несомненно, древний отдел, представленный только современными видами, имеющими тропическое и субтропическое распространение. Уровень соматической организации - синтелом. Спорангии сросшиеся в синангии. Подземные органы представлены ризоидами. Корни отсутствуют. Надземные осевые органы дихотомически многократно разветвленные. Проводящая система - лопастная сифоностела (актиностела с сердцевинной). Функцию листьев выполняют филлоиды. Характеризуются равноспоровостью. Филогенетически, вероятно, очень близки риниофитам. Эпифитные растения, иногда встречаются на скалах, у оснований стволов деревьев и на перегнойной почве. Включает единственные класс, порядок и семейство. Их анатомо-

морфологическая характеристика совпадает с таковой отдела. К псило-
товым принадлежит два современных рода.

CLASSIS PSILOTOPSIDA

Ordo Psilotales

Familia Psilotaceae

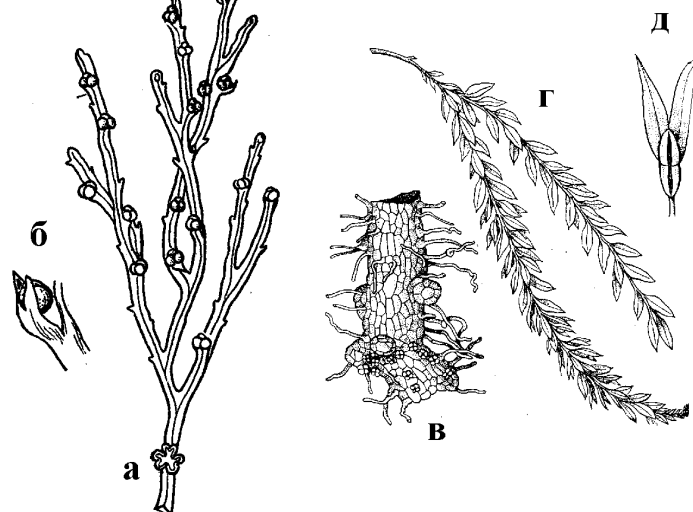


Рис.9. *Psilotum nudum*: а - веточка; б - отдельный спорофилл с синангием; *Tmesipteris tannensis*: в - гаметофит; г - веточка; д - спорофилл с синангием.

Genus *Psilotum* (Псилот). Двухвидовой род. Синангии из трех спорангиев. Филлоиды чешуевидные. Один из видов - *Psilotum nudum* (Псилот голый) - имеет трехгранные синтеломы. Встречается в тропических и субтропических регионах. Поселяется на почве, богатой перегноем. Другой вид - *Psilotum flaccidum* (Псилот повислый) - имеет уплощенные синтеломы. Встречается в тропических и субтропических регионах. Поселяется на стволах деревьев как эпифит.

Genus *Tmesipteris* (Тмезиптерис). Олиготипный (маловидовой) род, включающий около 10 видов. Для тмезиптерисов характерны двух-спорангиальные синангии. Филлоиды крупные, листовидные. Спорофиллы, в отличие от цельных трофофиллов, вильчатые на верхушке. Са-

мый распространенный вид - *Tmesipteris tannensis*. Встречается на тропических островах Юго-Восточной Азии, в Полинезии, Австралии и Океании. Поселяется на стволах деревьев как эпифит.

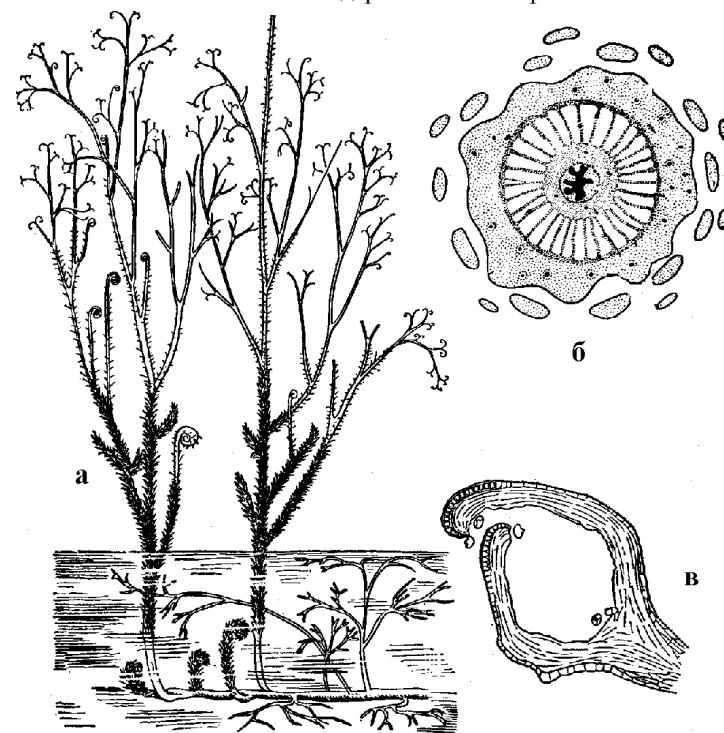


Рис. 10. *Asteroxylon mackiei*: а - общий вид растения; б - поперечный разрез синтеломы; в - продольный разрез спорангия.

DIVISIO BARINOPHYTA

Своеобразная древняя группа растений, просуществовавшая до среднего карбона. Вероятно, имеют родственные связи с зостерофилловыми и плаунами. Соматический уровень организации - синтелом. Осевые органы дихотомически ветвящиеся. Спорангии двурядно расположенные, поперечно вытянутые, сидят на крючковидно изогнутых спорангиофорах. Протостела экзархная. Впервые среди высших растений появляется разноспоровость. Включает единственные класс, порядок и

семейство. Их анатомо-морфологическая характеристика совпадает с аналогичной отдела.

CLASSIS BARINOPSIDA

Ordo Barinales

Familia Barinaceae

Protobarinophyton obrutschevii (Протобаринофитон Обручева). Встречался в начале среднего девона в Южной Сибири: Кузбасс, Рыбинская, Минусинская и Тувинская котловины. Другие виды встречались на территории Восточной Канады. К характерным признакам рода относятся наличие терминальных стробиловидных агрегатов из спорангиев. На рисунке (рис. 17 слева) показана реконструкция генеративных частей растения по отпечаткам. Равноспоровый.

Genus *Krithodeophyton* (Критодеофитон). Нижний девон Западной Европы. Внешне напоминает предыдущий род, но спорангии в стробилах разделены стерильными придатками. На рис. 6(г) показана схема расположения на оси спорангиев и бракт, чередующихся друг с другом.

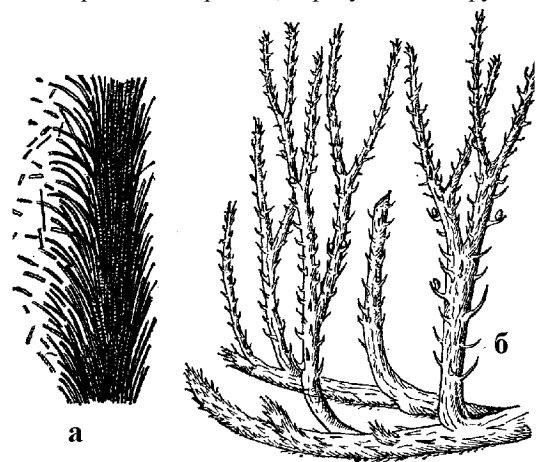


Рис.11. Дрепанофиковые плауны: а - *Barragwanathia*; б - *Drepanophycus*.

Genus *Barinophyton* (Баринофитон). Спорангии расположены по обе стороны от оси. Растения равноспоровые. Вид *Barinophyton robustus* (Баринофитон мощный) встречался в начале среднего девона в Западной Сибири; *Barinophyton richardsonii* (Баринофитон Ричардсона) - в конце девона в США (штат Мэн). Другие виды рода встречались в Восточной

Европе и Австралии. На рис.17 (вверху справа) показана схема расположения спорангиев (зачернены) на одной из сторон оси; спорангиофор крючковидно изогнутый.



Рис.12. Веточка плауна *Lycopodium dubium* со стробилами.

DIVISIO LYCOPODIOPHYTA

Одни из древнейших существующих высших растений. Появились в начале девона палеозойской эры от риниофитов или зостерофиллофитов. Расцвет по видовому многообразию и количественному обилию приходится на каменноугольный период. Плауны имеют синтеломный уровень организации. Уже у примитивных древних форм встречаются синтеломы двух типов: ортотропные и плагиотропные. Присутствуют придаточные корни. Спорангии в стробилах или покрывают ортотропные оси (синтеломы). Равноспоровые и равноспоровые. Проводящая система от протостели до сифоностели и плектостели. Травянистые и вторично утолщающиеся древовидные представители. Функцию листьев выполняют филоиды энационнй природы. У древних примитивных форм "листья" - эмергенцы, либо микрофиллы (с центральной жилкой и без жилки); у совершенных - макрофиллы. На поперечных сечениях осей

у древних плаунов впервые появляется листовой след. Известно около 1200 видов современных представителей отдела.

CLASSIS DREPANOPHYCOPSIDA

Древнейшие плауны. Некоторые представители настолько примитивно устроены, что часто включались в отдел Rhyniophyta. Существовали в течение девонского периода. Спорангии расположены обособленно или в пазухах спорофиллов. Стробилы отсутствуют. Равноспоровые. Синтеломы ортотропные и плагиотропные, внешне друг с другом сходного облика. Функцию фотосинтеза выполняют эмергенцы либо микрофиллы. Проводящая система - актиностела. "Листья" и "стебли" с многочисленными устьицами.

Asteroxylon mackiei (Астероксилон Маки). Встречался в нижнем девоне Западной Европы. Один из самых примитивных представителей плаунов, иногда относимый к псилофитам. В первичной коре развита аэренхима, указывающая на земноводные условия существования; заметны листовые следы. "Листья" представлены эмергенцами. Проводящий пучок - листовой след - подходит к основанию эмергенца, но не входит в него. Молодые синтеломы улиткообразно свернутые. Спорангии на ножках, располагающиеся на ортотропных осях.

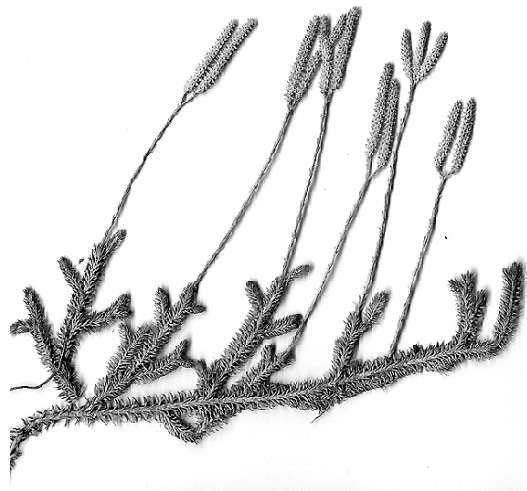


Рис.13. Общий вид плауна *Lycopodium clavatum*.

Barragwanathia longifolia (Баррагванатия длиннолистная). Открыта в 1935 г. в силурийско-девонских отложениях Австралии (штат Виктория).

За пределами Австралии не обнаружена. Имеет хорошо сформированные микрофиллы длиной до 5 см, густо покрывающие ортотропные оси. Спорангии на ножках в пазухах микрофиллов либо на микрофиллах.

Drepanophycus spinaeformis (Дрепанофигус колючий). Открыт в 1852 г. в нижнедевонских отложениях Германии. Встречался в нижнем и верхнем девоне в Западной Европе, Западной Сибири и США. Высота растения около 50 см. Имеет редкие крючковидные микрофиллы до 1-2 см длиной с центральной жилкой, покрывающие ортотропные оси и расположенные спирально. Спорангии на ножках, располагающиеся на ортотропных осях, крупные - до 6 мм в диаметре.

CLASSIS LYCOPODIOPSIDA

Одна из древнейших групп плаунов, берущая начало от дрепанофиговых и очень сходная с ними. Впервые появляются в середине девона, существуют до наших дней. Отличаются от дрепанофиговых более расчлененной проводящей системой - плектостелью; появлением спороносных стробил и у некоторых представителей - специализированных клубневидных ризофоров. Спорангии на ножках, почковидные, расположены в пазухах спорофиллов либо непосредственно на них. Спорофиллы отличаются от трофофиллов хорошо развитой пяткой в основании, формой и цветом.

Ordo Lycopodiales

Развиты ортотропные и плагиотропные синтеломы. Спорангии почковидные, собраны в стробилы. Впервые появляются в девонском периоде. Порядок включает единственное семейство с четырьмя современными родами и около 200 видов.

Familia Lycopodiaceae

Genus *Lycopodites* (Ликоподитес). Вымерший сборный род, принятый для фрагментарных остатков (ортотропные оси, покрытые микрофиллами), внешне сходных с современными плаунами. Известен с девонского периода.

Genus *Oxroadia* (Оксроадия). Вымерший род, известный с начала каменноугольного периода. Синтеломы протостелические. Имеются спороносные стробилы.

Genus *Lycopodium* (Плаун). Современный олиготипный род, включающий около 10 видов, распространенных в основном в северном полушарии. Это многолетние вечнозеленые растения, имеющие линейно-ланцетные прижатые к оси или отклоненные микрофиллы. Спороносные стробилы плотные. Спорангии раскрываются на верхушке. Самыми распространенными в России являются голарктический (в пределах

Голарктики северного полушария) *Lycopodium clavatum* (Плаун булавовидный), произрастающий в хвойных и смешанных лесах, на лесных опушках, по окраинам болот в лесной зоне, и евразийский *Lycopodium annotinum* (Плаун годичный; можжуха), встречающийся в зеленомошных еловых, пихтовых, кедровых и сосновых лесах, а в горных регионах - по каменистым россыпям и в зарослях кустарников.

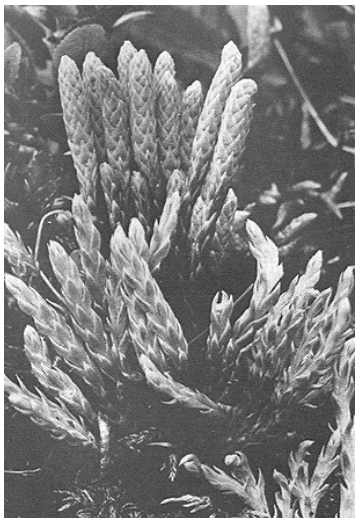


Рис.14. Общий вид плауна *Diphasiastrum alpinum*.

Относительно более редкими являются *Lycopodium dubium* (Плаун сомнительный) и *Lycopodium lagopus* (Плаун куропаточий). Оба вида по общему распространению являются голарктическими и приурочены главным образом к арктическим и высокогорным (альпийским) тундровым местообитаниям. Реже встречаются также в лесотундре, сосновых лесах, на мшистых каменистых россыпях и скалах.

Genus *Diphasiastrum* (Дифазиаструм). Современный небольшой род (около 25 видов), представители которого распространены по всему земному шару. Ортотропные синтеломы дихотомически ветвящиеся. Микрофиллы чешуевидные, часто дорзо-вентрально уплощенные. Стробилы терминальные, тупые. Два самых распространенных вида - *Diphasiastrum complanatum* (Дифазиаструм уплощенный) и *Diphasiastrum alpinum* (Дифазиаструм альпийский). Оба вида голарктические. Первый вид приурочен к лесным местообитаниям с моховым или лишайниковым покровом, старым гарям, скалам, горным редколесьям и окраинам болот.

Второй - к тундровым местообитаниям: встречается в горных регионах на альпийских лугах и в субальпийских редколесьях, на щебнистых склонах и во влажных хвойных лесах, а также в арктических тундрах.



Рис.15. Общий вид *Huperzia selago*.

Ordo Huperziales

Травянистые растения без плагитропных синтеломов. Ортотропные синтеломы дихотомически ветвящиеся, в основании укореняющиеся. Спороносные стробилы отсутствуют. Спороангии пазушные, раскрывающиеся одной щелью. Присутствуют специализированные органы вегетативного размножения - выводковые "почки". Включает единственное семейство, один род и около 150 видов, распространенных по всему земному шару.

Familia Huperziaceae

Huperzia selago (Баранец обыкновенный). Современный. Встречается в кедровых и лиственничных редколесьях, в высокогорных тундрах, на щебнистых склонах, скалах, во влажных хвойных лесах. Северное полушарие.

Ordo Phylloglossales

Характерными особенностями являются наличие клубневидного ризофора и редукция в развитии вегетативных и генеративных органов спорофита. Включает единственный вид.

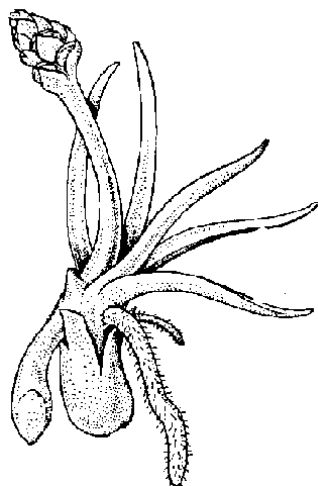


Рис.16. Общий вид *Phylloglossum drummondii*.

Familia Phylloglossaceae

Phylloglossum drummondii (Филлоглоссум Драммонда). Современный. Встречается в зарослях жестколистных вечнозеленых кустарников, в эвкалиптовых лесах и на участках с господством травянистых однодольных, а также на других территориях, подверженных частым пожарам. Ареал охватывает Юго-Западную Австралию, Тасманию и Новую Зеландию. Растение несколько сантиметров высотой. На верхушке однолетнего клубня развивается пучок узких языковидных листьев (около 2 см длиной). Благодаря их форме растение и получило свое название (“лист” + “язык”). От верхней части клубня отходят также 1-3 корня и особый орган - ножка, преобразующийся в конце зимы - начале весны в новый клубень. У зрелых растений на верхушке клубня развивается укороченный стробил на длинной голой оси. Проводящая система в клубне представлена мезархной сифоностелой, в оси стробила распадающейся на отдельные пучки. Гаметофит цилиндрический, 2-6 мм длиной, частично погруженный в субстрат, способен к фотосинтезу. Растения имеют микоризу.

CLASSIS PROTOLEPIDODENDROPSIDA

Равноспоровые травянистые плауны, имеющие лигулу. Стела в поперечном сечении почти округлая, со слабо выраженными зубцами по периферии, к которым приурочены протоксилемные пучки. Вегетатив-

ные и фертильные микрофиллы однотипные, пятилопастные или вильчатые. Спорофиллы собраны в фертильные зоны. Спороангии с короткой ножкой или без нее.

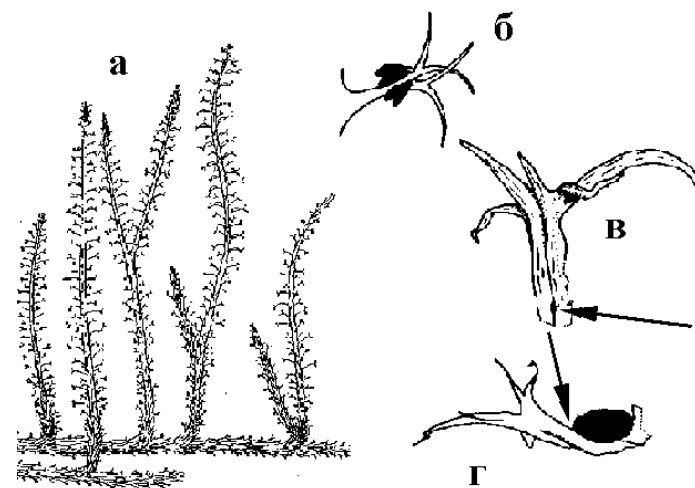


Рис.17. а - общий вид *Protolpidodendron*; б - спорофилл *Estinnophyton* со спорангиями; в - спорофилл *Leclercqia complexa*; г - то же со спорангием (стрелками показано положение язычка).

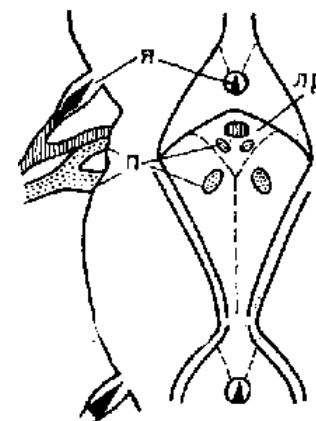


Рис.18. Листовая подушка лепидодендрона: а - на продольном разрезе ствола; б - вид сверху. Обозначения: лр - листовый рубец; я - язычок; п - парихнос.

Protolipidodendron scharyanum (Протолепидодендрон Шари). Встречался в среднем девоне Северной Америки. Микрофиллы на верхушке дихотомические. Спорангии “лежат” на верхней поверхности спорофилла. Проблематичный вид, к которому отнесены плохо изученные остатки растений. Название рода образовано из сочетания слов “первичный” + “лепидодендрон” и указывает на то, что данные представители являлись предками крупных древовидных плаунов - лепидодендронов.

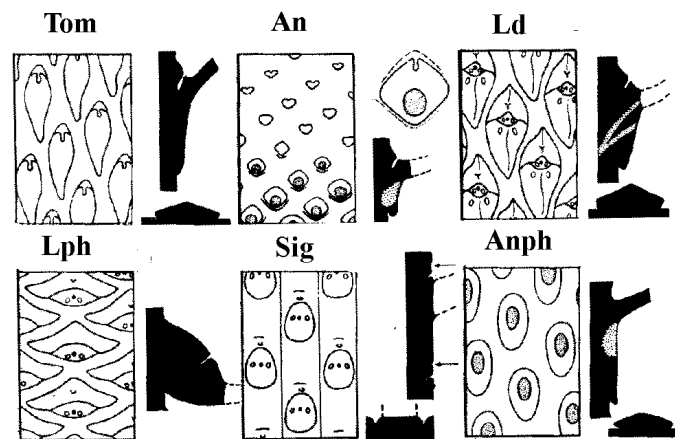


Рис.19. Схемы листовых подушек участков отхождения макрофиллов в том числе на продольном и поперечном срезах у полушниковых: Tom - Tomiodendron; An - Angarodendron; Ld - Lepidodendron; Lph - Lepidophloios; Sig - Sigillaria; Amph - Angarophloios.

Leclercquia complexa (Леклеркия охватывающая). Встречалась в среднем девоне Западной Европы и США. Изучена полнее предыдущего вида и, возможно, идентична с ним. Микрофиллы пяти-лопастные. Лопасты длинные, достигают половины длины филлоида. Спорангии эллиптические, расположены на поверхности спорофилла и открываются продольной щелью. В основании вегетативных микрофиллов располагалась лигула. На спорофиллах язычок находился в дистальной части по сравнению со спорангием.

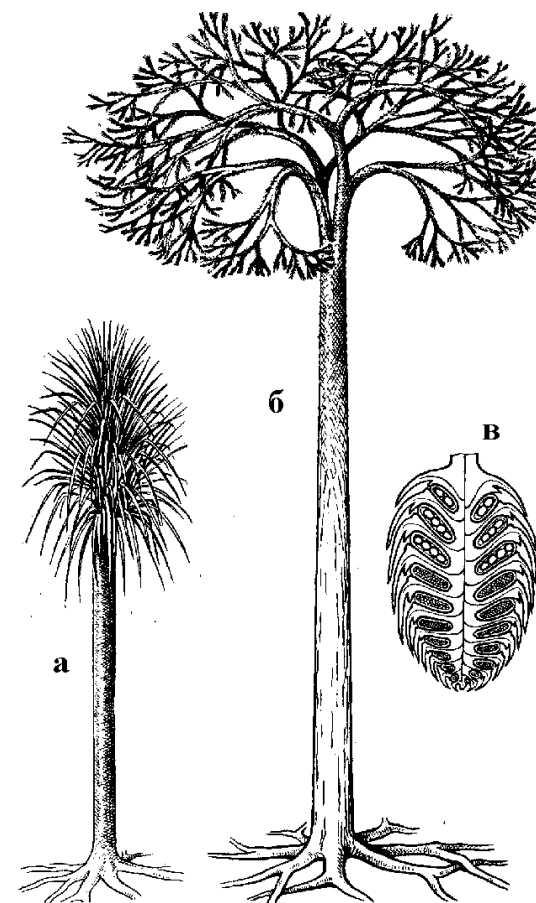


Рис.20. Лепидодендрон: а - молодое растение; б - взрослое растение; в - стробил.

Estinnophyton wahnbachense (Эстиннофитон ванбахский). Встречался в нижнем девоне Западной Европы. Имеет дважды вильчатые спорофиллы, а спорангии - на коротких ножках.

CLASSIS ISOETOPSIDA

Потомки протолепидодендроновых. Появились в конце девонского периода. Самые совершенные среди плаунов. Характеризуются наличием язычка и появлением разнospоровости. Также впервые появляются прямостоячий древовидный ствол, вторичные ткани, ризофор. Вторич-

ный прирост главным образом за счет феллогена, а вторичный прирост древесины ограничен. Листовидные органы - макрофиллы, характеризуются значительно более крупными размерами, чем в предыдущих группах. Наблюдается разделение на трофофиллы и спорофиллы. После опадения "листа" на стволе остается рельефная листовая подушка, на которой заметны остатки от проводящих пучков и лигула. Форма листовых подушек имеет таксономическое значение. Женский гаметофит не способен к фотосинтезу.

Ordo Lepidocarpaceae

Крупные древовидные плауны высотой до 40 м. Ствол прямой, у молодых особей неветвистый с пучком макрофиллов на верхушке, а у взрослых экземпляров выше 3/4 высоты многократно вильчато-разветвленный. Ризофоры крупные, корневидные или ветковидные - стигмарины. На стигмарииях по правильной спирали развивались многочисленные корневидные аппендиксы, которые с возрастом опадали, подобно "листьям", за счет отделяющего слоя. Листовые подушки у многих представителей сближенные, образуют чешуйчатый рисунок.

Familia Lepidocarpaceae

Наиболее крупные древовидные плауны. Стволы в верхней части более или менее сильно разветвленные. После отпадения макрофиллов на стволах оставались листовые подушки правильной формы, в верхней части которых была лигула, а в средней - рубец с выходами воздухоносной ткани (парихнос) и "листовым" следом.

Genus *Lepidocarpon* (Лепидокарпон). Известен из среднего карбона Европы. Вероятно, сборный таксон, объединяющий представителей с однополыми (женскими) стробилами. В мегаспорангиях - единственная мегаспора, иногда - зародыш. Края спорофиллы образуют выросты, срастающиеся вокруг мегаспорангия, образуя интегументоподобноеместилище. Название происходит от слов "чешуйчатый" и "плод" - по особенностям строения генеративных органов (мегаспорангий и спорофилл), аналогичных плоду покрытосеменных.

Genus *Lepidodendron* (Лепидодендрон). Сборный таксон, объединяющий представителей, идентифицируемых по отпечаткам коры. Это древовидные плауны имеют характерный рисунок из листовых подушек, которые по форме вытянуты вдоль ствола. Стволы до 40 м в высоту и до 2 м в поперечнике. Большая часть вторичного прироста (иногда до 90%) обусловлена приростом коры, а не древесины. Вторичной флоэмы не было. Макрофиллы до 1 м в длину с единичной жилкой. Около 55 видов встречались в среднем карбоне в Северной Америке и Евразии. Название

рода образовано от слов "чешуйчатый" и "дерево" - по характерному рельефу коры.

Genus *Lepidostrobus* (Лепидостробус). Сборный таксон, объединяющий представителей с равноспоровыми стробилами и стробилами с неизвестным строением спор. Встречался в первой половине каменноугольного периода на территориях Донбасса, Урала, Западной Европы, Малой Азии, Северной Америки. Родовое название означает "чешуйчатая шишка".

Genus *Lepidophloios* (Лепидофлойос). Встречался в первой половине каменноугольного периода в Евразии. Около 10 видов. Род, близкий к Лепидодендрону, но отличающийся характером листовых подушек: имеют поперечную вытянутость и листовый рубец в нижней части. Родовое название означает "чешуйчатая кора".

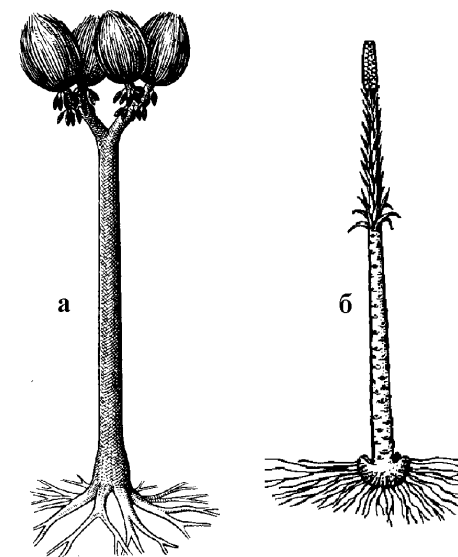


Рис.21. Общий вид плаунов: а - *Sigillaria*; б - *Pleuromeia*.

Genus *Flemingites* (Флемингитес). Сборный таксон, объединяющий представителей, внешне похожих на Лепидостробус, но с разноспоровыми стробилами, то есть в одном стробиле развивались и микроспорангии и мегаспорангии.

Genus *Lycospora* (Ликоспора). Сборный таксон, который объединяет представителей, описываемых по характерным микроспорам: ок-

ругло-треугольным, трехлучевым, похожим на споры плауна. Средний карбон США и Европы. Родовое название образовано от слов “плаун” и “спора” - по характерному виду спор. Отдельные мегаспоры описывались под названием *Lagenicula*.

Genus *Caudatocarpus* (Каудатокорпус). Таксон, возможно, близкородственный Лепидокарпону и известный по изолированным мегаспорангиям. Встречался в то же время, но отличался недоразвитием интегументоподобного покрывала вокруг мегаспорангия. Родовое название образовано от слов “хвост” и “тело” - по характерному виду мегаспор.

Genus *Stigmaria* (Стигмария). Встречалась в каменноугольном и пермском периодах палеозойской эры в Европе и Северной Америке. Искусственный таксон, объединяющий фрагменты растений - крупные ризофоры или стигмарины. Ветвление дихотомическое. На более или менее тонких ответвлениях располагались корневидные аппендиксы диаметром до 1 см. На поперечном срезе заметна сердцевина, слабо выраженная протоксилема, метаксилема (иногда отсутствует), вторичная древесина.

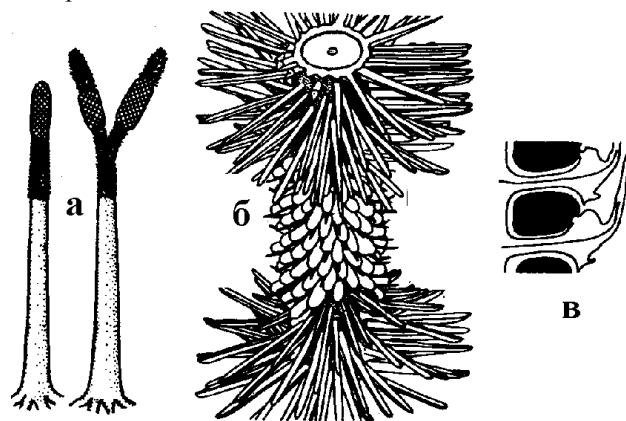


Рис.22. Чалонериевые плауны: а - Общий вид растений *Sporangiostrobus*; б - фертильный участок ветви *Chaloneria*; в - схема строения стробила *Spencerites* на продольном разрезе (спorangии зачернены).

Familia Sigillariaceae

Очевидно, представляют звено деградирующей линии полушниковых. Древовидные плауны высотой до 20 м (редко до 30 м) с почти неветвящимися стволами. “Листовые” рубцы располагаются не на “листовых” подушках, а непосредственно на коре. Стробилы однополые, на

длинных ножках, располагались на стволах ниже облиственной части. Ризофоры стигмариевидные. Кроме типового, в семействе известны роды: *Mazocarpon*, *Crassispora*, *Stigmariopsis*, *Sigillariostrobus* и др.

Genus *Sigillaria* (Печатница). Встречалась в каменноугольном и пермском периодах в Северной Америке и Европе. Известно около 80 видов. Крупные стволы на верхушке один-два раза ветвились дихотомически. Поверхность коры продольно-ребристая.

Familia Chaloneriaceae

Продолжают линию деградации полушниковых. Встречались в среднем и верхнем карбоне Западной Европы и Северной Америке. По вегетативным органам сходны с лепидокарповыми, но растения более мелкие. Синтеломы протостелические, в средней части с сердцевинкой. Есть вторичная древесина. Вегетативные и фертильные макрофиллы однотипные. Спорангии в стробилах или в фертильных зонах. Ризофоры клубневидные. В семействе несколько вымерших родов: *Chaloneria* (Чалонерия) - спорангии расположены на спорофилле всем основанием; *Spencerites* (Спенсеритес) - спорангии на дистально смещенной ножке; *Sporangiostrobus* (Спорангиостробус) - спорангии в стробилах или фертильных зонах и др.

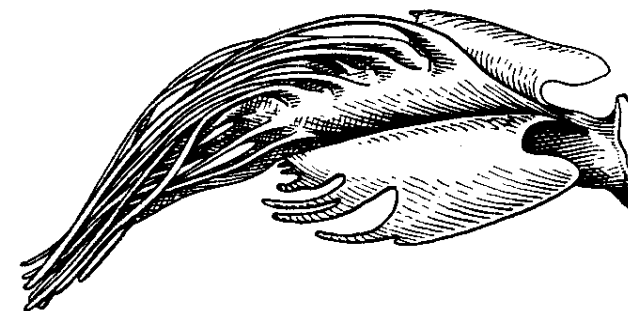


Рис.23. Мегаспорофилл *Miadesmia*.

Familia Pleuromeiaceae

Происходят, вероятно, от Чалонериевых и продолжают линию деградации полушниковых. Растения высотой 1-2 м, до 10 см в диаметре. Встречались в Европе, Средней Азии, Сибири, Южном Приморье в пермском и триасовом периодах. Ствол неветвящийся. Ризофор клубневидный, лопастной, покрытый аппендиксами. Стела округлая. Макрофиллы мясистые, узкотреугольные. Спорофиллы отличаются от трофо-

филлов. Спорангии в стробилах. Вторичная ксилема отсутствует. В семействе несколько родов: *Pleuromeia* (Плевромейя), *Tomiostrabus* (Томиостробус), *Chinlea* (Хинлея) и др., отличающихся размерами и строением ствола, формой макрофиллов, типом спор.

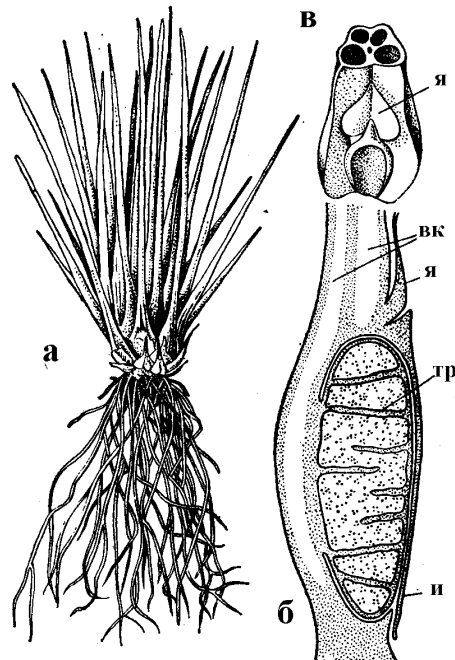


Рис.24. Полушник озерный: а - общий вид растения; б - нижняя часть спорофилла (продольный срез); в - то же (общий вид). Обозначения: и - индустий, вк - воздушные камеры, я - язычок, тр - трабекулы.

Ordo Isoetales

Заключительное звено эволюционной линии полушниковых по пути деградации. В своем происхождении, вероятно, связаны с Плевромейевыми. Небольшие растения, иногда с полностью редуцированным стволом. Ризофор клубневидный. Мегаспоры многочисленные, обычно в числе 50-100. Сперматозоиды многожгутиковые. Гаметофит существует за счет запаса питательных веществ мегаспоры и не становится фотосинтезирующим. Известны с пермского периода. Некоторые представители, как реликты, сохранились до настоящего времени.

Familia Isoetaceae

Водные или земноводные растения с 2-3-лопастным, клубневидным ризофором, микро- и макроспорангии сидячие, прикрыты индустием. В семействе 2 современных рода и 77 видов, распространенные в водоемах земного шара.

Genus *Nathorstiana* (Натхорстиана). Встречалась в начале мелового периода. Имела небольшой ствол около 12 см высотой с пучком макрофиллов на верху. Верхние макрофиллы несли спорангии.

Genus *Stylites* (Стилитес). Современный. Открыт в 1956 г. в Центральноперуанских Андах на высоте 4750 м над уровнем моря на берегу ледникового озера. Внешне напоминает Натхорстиану (развит ствол), но по анатомии ближе к полушникам. Известно два вида. *Stylites andicola* (Стилитес андийский) имеет вильчато-ветвистый ствол до 7 см, покрытый темной корой и остатками отмерших "листьев". Макрофиллы 5-5,5 см длиной и 0,5-0,8 см шириной, в основании черепитчато налегают друг на друга.

Genus *Isoetes* (Полушник). Современный. Известно 75 видов, распространенных в умеренной и тропической зонах. Стерильные макрофиллы имеют шиловидную форму и располагаются в центре пучка; спорофиллы расположены по периферии. Некоторые виды внешне похожи на лук батун. В Сибири очень редко встречаются два вида. *Isoetes lacustris* (Полушник озерный) имеет прямые макрофиллы 1,5-2 мм шириной и 6-20 см длиной. Мегаспоры складчато-морщинистые. Известен с Алтая и из Иркутской области. Внесен в "Красную книгу" России (1988). Другой вид - *Isoetes echinospora* (Полушник колючеспоровый) имеет более мелкие дуговидно изогнутые макрофиллы 0,1-1,5 мм шириной и 3-10 см длиной, а также шиповатые мегаспоры. Встречается в озерах и реках Западной и Восточной Сибири.

Сателлитные таксоны класса ISOETOPSIDA

Во время расцвета класса в каменноугольном периоде в Сибири были распространены очень необычные представители. Их отнесение к тому или иному порядку проблематично по причине отсутствия данных о генеративных структурах.

Genus *Tomiodendron* (Томиодендрон). Известно около 6 видов, которые были распространены на юге Сибири, в Монголии и Казахстане в конце девона - начале карбона. Небольшие (до нескольких метров в высоту и до 30 см в диаметре) древовидные неветвящиеся плауны. "Листовые" подушки удлинненно-ромбические. Макрофилл прикреплял-

ся в верхней части “листовой” подушки, а в его пазухе была лигульная ямка. Протостелические формы.

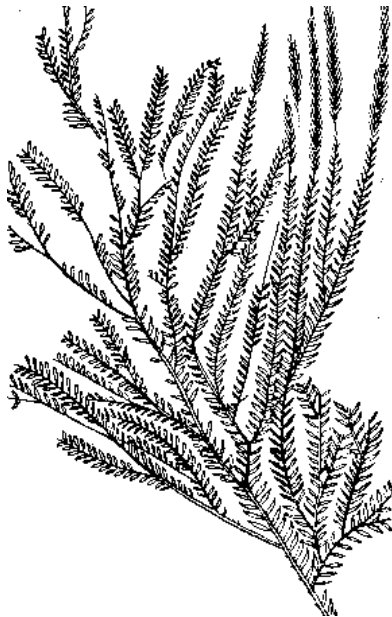


Рис.25. Генеративная ветвь Selaginellites.

Genus *Angarodendron* (Ангародендрон). Более мелкие плауны. Стволы диаметром до 10 см. Были распространены севернее предыдущего таксона: от Южной Сибири до Тунгусского бассейна в первой половине каменноугольного периода. “Листовые” подушки поперечно-ромбические или линзовидные. Спорангии вытянутой формы, мегаспоры крупные (до 9 мм в диаметре).

CLASSIS SELAGINELLOPSIDA

Разноспоровые лигульные травянистые плауны, напоминающие внешним обликом мхи. Вторичный рост отсутствует. Проводящий цилиндр в виде сплюснутой протостелы подвешен на трабекулярных нитях в полости. Ксилема экзархная. Микрофиллы не более 5 мм длиной, диморфные или мономорфные. Трофофиллы и спорофиллы морфологически сходны или неотличимы. Мегаспоры в числе 1-4. Женский гаметофит становится фотосинтезирующим. Сперматозоиды двужгутиковые. Ризофоры корневидные.

Ordo Selaginellales

Familia Miadেসmiaceae

Miadesmia membranacea (Миадесмия перепончатая). Встречалась в нижнем карбоне Англии. Травянистое растение, напоминающее внешне селягинеллу. Мегаспорофиллы были собраны в рыхлые колоски, в их пазухах развивалось по мегаспорангию с одной развитой мегаспорой. Спорофиллы имели лопастные выросты и почти полностью закрывали мегаспорангий, образуя подобие интегумента и микропиле.



Рис.26. Уплощенное ветвление тропической селягинеллы.

Familia Selaginellaceae

Стелющиеся или выющиеся растения с пазушными спорангиями в рыхлых стробилах. Все современные представители (около 800 видов) относятся к одному роду и распространены по всему земному шару.

Genus *Selaginellites* (Селягинеллитес). Вымерший. Известно около 20 видов рода. Встречались в течение каменноугольного периода вплоть до верхнего мела на территориях Западной Европы, Южной Сибири, Северной Америки, Гренландии. Внешне похож на современные селягинеллы.

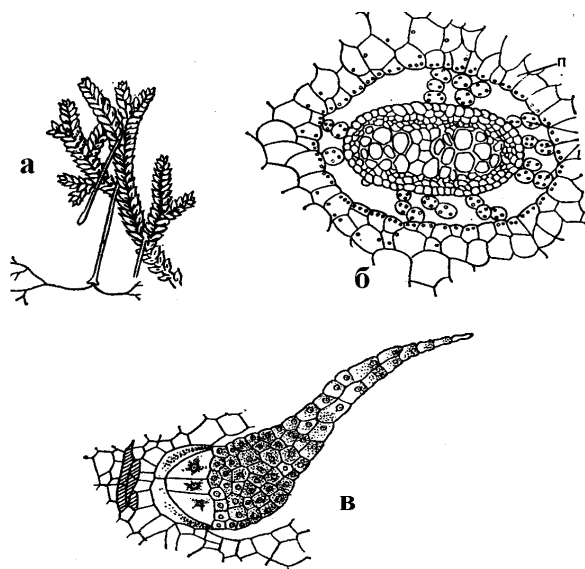


Рис.27. Селягинелла: а - веточка с ризоформом и корнями; б - поперечный разрез синтеломы (проводящий пучок); в - язычок (продольный разрез).

Genus *Selaginella* (Селягинелла). Современный. Микрофиллы с одной жилкой, цельнокрайние или слабозубчатые. Большая часть видов распространена в дождевых тропических лесах. Произрастают в напочвенном покрове вместе с мхами. У большинства видов синтеломы сплюснутые (дорсивентральные) за счет характерного расположения микрофиллов в сочетании с гетерофиллией (неодинаковость “листьев”). При этом более мелкие филлоиды двумя рядами покрывают верхнюю (спинную) часть оси, два других ряда состоят из более крупных, оттопыренных “листьев”. В Сибири, как очень редкие, встречаются 5 видов. *Selaginella borealis* (Селягинелла северная) встречается только на юге региона: Тува, Красноярский край, Прибайкалье. Растение имеет небольшие размеры (3-7 см в высоту) и образует рыхлые дерновинки. Растет на тенистых скалах. *Selaginella sanguinolenta* (Селягинелла кроваво-красная) имеет необычную для плаунов экологию: она встречается в довольно сухих местообитаниях - скалы, каменистые склоны, петрофитные степи. Распространены главным образом на юге Красноярского края и в Прибайкалье. *Selaginella selaginoides* (Селягинелла плауновидная) предпочитает, наоборот, переувлажненные местообитания. Этот вид дальше других проникает на север и встречается за Полярным кругом.

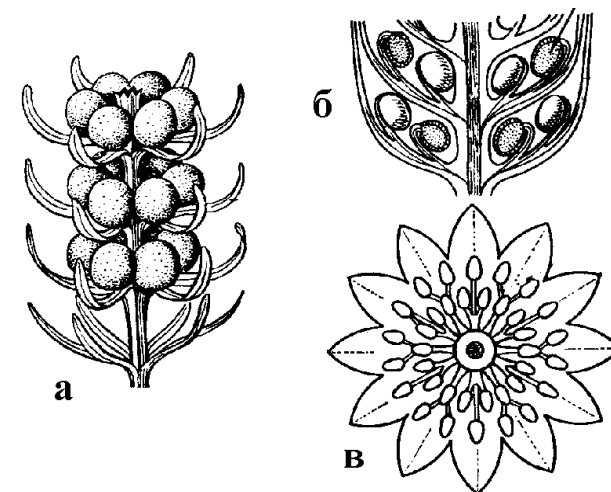


Рис.28. Бовманитовые. *Bowmanites aquensis*: а - часть генеративной ветви; *Bowmanites dawsonii*: б - продольный разрез стробила; в - поперечный разрез стробила в области междоузлия.

DIVISIO EQUISETOPHYTA

Представители отдела появились в конце девонского периода палеозойской эры - около 360 миллионов лет назад. Их предками, вероятно, явились кладоксиловидные папоротники. Максимального видового разнообразия достигли в каменноугольном и пермском периодах палеозоя. В течение мезозоя и кайнозоя количество видов хвощей неуклонно падает. В настоящее время отдел представлен двумя очень близкими родами и 29 видами. По соматическому уровню организации это синтеломные растения. У видов обычно хорошо представлены и ортотропные и плагиотропные оси. Характерным признаком является метамерное, или членистое, строение осевых органов. Имеются вставочные меристемы, которые обуславливают более быстрое развитие спорофитов. Фотосинтезирующие структуры - микротеломы - результат уплощения концевых частей синтеломов (теломов) предкового типа хвощей. Позднее микротеломы, располагаясь в узлах, стали иметь защитное значение, прикрывая меристемы. Функция фотосинтеза у современных хвощей перешла к осевым органам. Спорангии собраны в особые образования - спорангиофоры. Проводящая система от актиностелы до артростелы. Равноспоровые и разнospоровые.

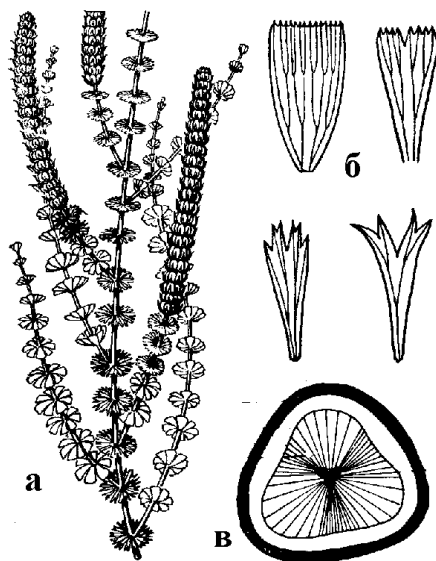


Рис.29. *Sphenophyllum cuneifolium*: а - генеративная ветвь; б - микротеломы-филлоиды; в - схема поперечного сечения синтелома в области междоузлия.

CLASSIS BOWMANITIOPSIDA

Древнейший класс хвощей. Характеризуется трехлучевой актиностелой (редко 4- или 6-лучевой). Ксилема экзархная. Протоксилема может разрушаться, оставляя лауну. Иногда способны к вторичному утолщению. Трахеиды вторичной древесины лестничные и точечные. Возможно, есть сосуды. Синтеломы ребристые, ветвящиеся. Филлоиды овальные, клиновидные, линейные, цельные или рассеченные, собраны в мутовки в числе, обычно кратном трем. Устьица сосредоточены на нижней стороне. Равноспоровые. Многие представители имеют стробилы. Иногда спорангиофоры расположены в пазухах филлоидов.

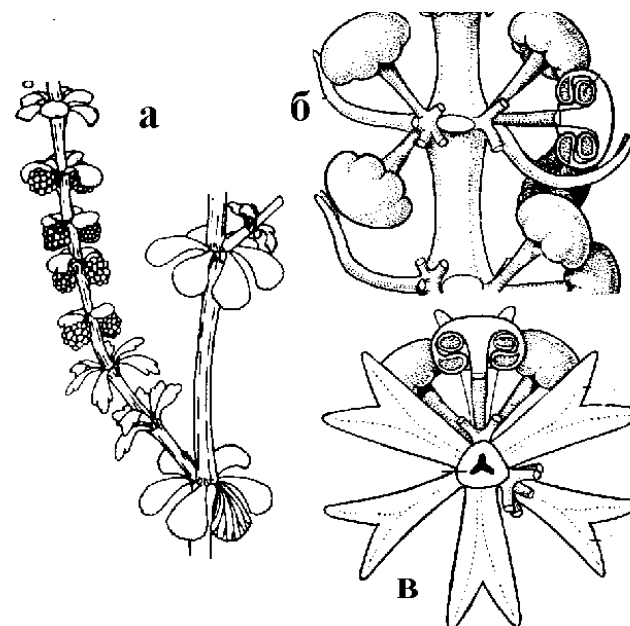


Рис.30. Бовманитовые. *Lilpopia raciborskii*: а - генеративная ветвь; *Peltastrobus reedae* (участок стробила): б - вид сбоку; в - при поперечном срезе через междоузлия (часть брактеев и спорангиофоров удалены).

Ordo Bowmanitales

Familia Bowmanitaceae

Спорангиофоры в стробилах или в пазухах филлоидов.

Genus *Bowmanites* (Бовманитес). Представители рода встречались в карбоне в пределах Европы и Северной Америки. Характерны хорошо оформленные терминальные стробилы. Иногда спорангиофоры приурочены к пазухам обычных микротеломов-филлоидов. Брактеев подобны стерильным микротеломам-филлоидам или отличаются от них. Для западноевропейского *B.fertilis* характерно наличие многочисленных, сросшихся пучками спорангиофоров, собранных в мутовки. Спорангии прирастают попарно к небольшому щитку. У *B.dawsonii* (Западная Европа) спорангиофоры состоят из двух частей: нижней - стерильной, образующей чашу, и верхней - фертильной, состоящей из разветвленных осей, несущих терминальные, одиночные спорангии. У *B.aquensis* из

Северной Америки спорангии одиночные, на ножке в пазухах шиловидных брактеев. Собранные в мутовки по шесть.

Mesidiophyton paulus. Встречался в среднем карбоне в США. Микротеломы-филлоиды цельные, длиннотреугольные, до 3 мм длины.

Sphenophyllum cuneifolium. Встречался в карбоне в Северной Америке, Западной Европе, на Кавказе, в Китае. Некрупное лазающее растение с длинными, моноподиально разветвленными синтеломами. Первичная проводящая система в виде трехлучевой актиностелы. Ксилема экзархная. Вторичная проводящая система - эустела. Развита перидерма. Микротеломы-филлоиды по 6-12 в мутовке, треугольной формы с клиновидным основанием, наверху закругленные, усеченные или выемчатые, симметричные.

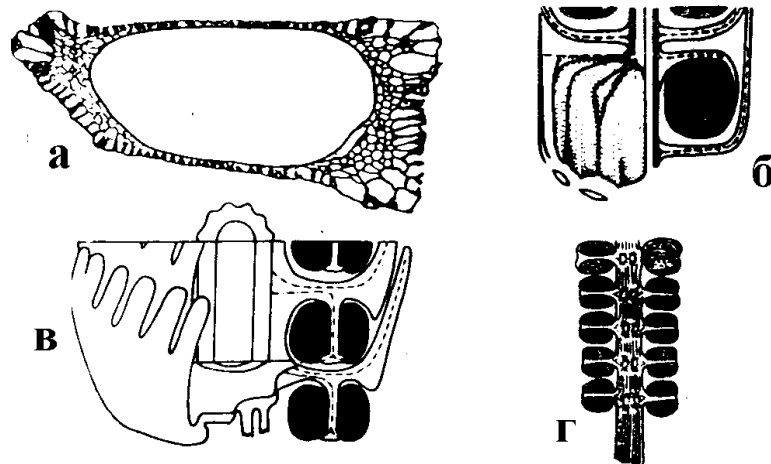


Рис.31. Каламостахиевые: а - мегаспора в мегеспорангии у *Calamocarpon*; б - часть стробила *Mazostachys*; в - часть стробила *Pendulostachys*; г - стробил *Pothocites*.

Trizygia speciosa (Тризигия заметная). Вид встречался в перми в Индии. Аналогичен предыдущему, но микротеломы-филлоиды асимметричной формы. За счет этого мутовка микротеломов-филлоидов по форме напоминает бабочку.

Peltastrobus reedae (Пельтастробус Риды). Встречался в карбоне США. В узле расположены, чередуясь, три стерильные и три фертильные брактеев. В пазухе фертильной брактеев располагаются по пять спорангиофоров. Под щитком спорангиофора два ряда спорангиев. В роде известен один разноспоровый вид.

Familia Lilpopiaceae

Стробилы расположены в одной мутовке, чередуясь с вегетативными филлоидами. Стробилы компактные, состоят из сближенных спорангиофоров.

Lilporia raciborskii (Лильпопия Рациборского). Встречалась в нижней перми Западной Европы (Польша). Растение с тонкими, трехгранными осевыми органами. Стробилы шишковидные, состоят из короткой оси с плотно расположенными на ней спорангиофорами, имеющими виспячие спорангии.

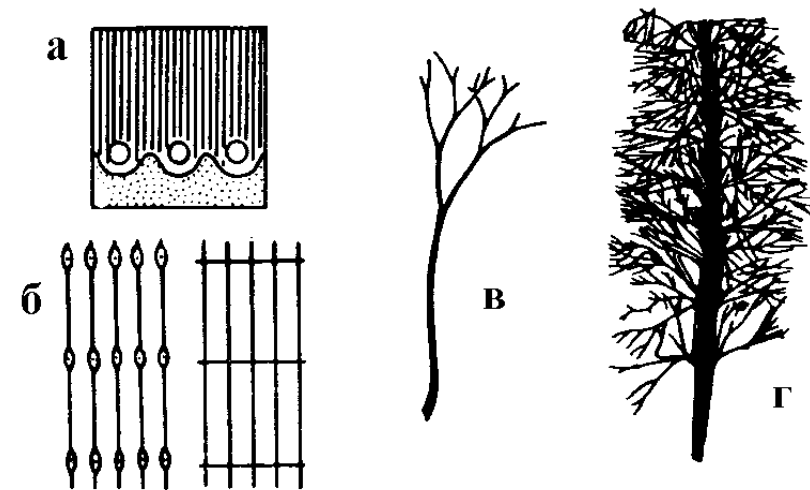


Рис.32. *Archaeocalamites*: а - схема участка поперечного сечения оси; б - схемы прохождения проводящих пучков через узлы; в - микротелом - филлоид; г - вегетативная ветвь.

CLASSIS EUISETOPSIDA

Потомки бовманитовых. Появились в начале каменноугольного периода. В ортотропных синтеломах характерно образование сердцевинной полости. Проводящие пучки расположены концентрически вокруг сердцевинной полости. На месте протоксилемы образуется каринальный канал. Древние представители способны к вторичному утолщению. В более поздних группах эта особенность была утрачена.

Ordo Calamostachyales

Более древний порядок класса. Это вымершие растения разной величины от травянистых, до лиан и древовидных форм. Последние имели интенсивное ветвление и мощную вторичную древесину. Поверхность осевых органов гладкая или ребристая. Выражена сердцевина, которая у крупных растений замещена полостью. В узлах имеются перегородки - диафрагмы. Нижние узлы осей несли мутовки придаточных корней. Стробилы состоят из чередующихся мутовок брактеев и спорангиофоров. Их проводящие пучки выходят из главной оси независимо. В порядок включаются два семейства.

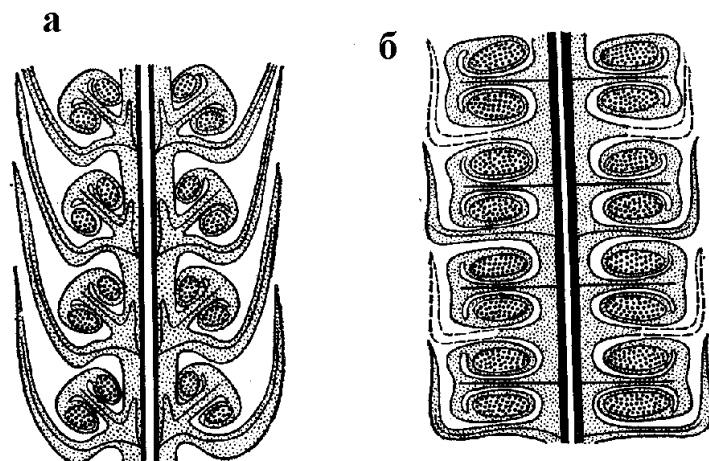


Рис.33. Стробилы со спорангиофорами на продольном разрезе: а - Palaeostachya; б - Calamostachys.

Поверхность осевых органов гладкая или ребристая. Выражена сердцевина, которая у крупных растений замещена полостью. В узлах имеются перегородки - диафрагмы. Нижние узлы осей несли мутовки придаточных корней. Ребра в смежных междоузлиях чередующиеся. Стробилы состоят из чередующихся мутовок брактеев и спорангиофоров.

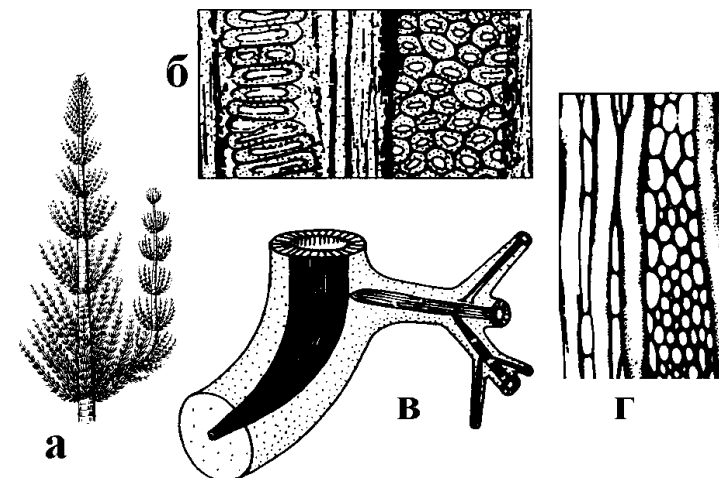


Рис.34. Каламостахиевые: а - реконструкция облика Calamites; б - поры на стенках трахеид у Arthropitys; в - схема подземной части Calamites; г - тангентальный срез вторичной древесины с сердцевинными лучами у Arthropitys.

Familia Asterocalamitaceae

Крупные древовидные растения, более или менее неправильно ветвистые. Оси в узлах не утолщенные. Проводящие пучки в узлах не чередующиеся. Микротеломы-филлоиды тонкие и очень длинные, с линейной пластинкой, многократно вильчато-разветвленной. Спорангиофоры крупные, в сближенных мутовках, образуют фертильные зоны. По-видимому, представители семейства явились предками для всех остальных таксонов класса. Встречались в карбоне Европы. Известно несколько родов. По сердцевинным отливкам и вегетативным органам описываются виды Archaeocalamites. По генеративным частям - Rhoecites (спороносные зоны разделены мутовками стерильных брактеев, ножка спорангиофора делилась сразу на четыре ветви, на которых сидели обращенные к оси спорангии); Protocalamostachys (характер фертильных зон не изучен; ножка спорангиофора ветвилась сначала в горизонтальной, а затем в вертикальной плоскости).

Familia Calamostachyaceae

Genus Calamostachys (Каламостахис). Виды рода встречались в карбоне и перми Северной Америки, Европы и Азии. Родовое название принято для ископаемых стробилов. Брактеи ланцетной и треугольной

формы подобны вегетативным филлоидам, в онтогенезе появлялись раньше спорангиофоров, коленообразно изогнуты вверх, в горизонтальной части сросшиеся между собой. Спорангиофоры пельтатные, несут по четыре спорангия, в меньшем количестве, чем брактей. Равноспоровые и разнospоровые. Известно около 15 видов.

Genus *Palaeostachya* (Палеостяхия). Около 6 представителей рода встречались в карбоне Северной Америки и Европы. Спорангиофоры в пазухах брактей. Перемещение спорангиофора в процессе эволюции отмечено коленообразным изгибом проводящего пучка.

Mazostachys pendulata (Мазостяхис повислый). Встречался в карбоне Северной Америки. Спорангиофоры были прикреплены у верхней мутовки брактей, переместившись, таким образом, в результате приспособительной эволюции и имеют по два спорангия, которые располагались в нижней половине.

Pendulostachys cingulariformis (Пендулостяхис цингуляриевый). Встречался в карбоне Северной Америки. Спорангиофоры прикрепляются к нижней поверхности брактей, но сохраняют независимую проводящую систему.

Calamocarpon insignis (Каламокарпон замечательный). Встречался в карбоне Северной Америки. Разноспоровый. В мегаспорангии одна мегаспора.

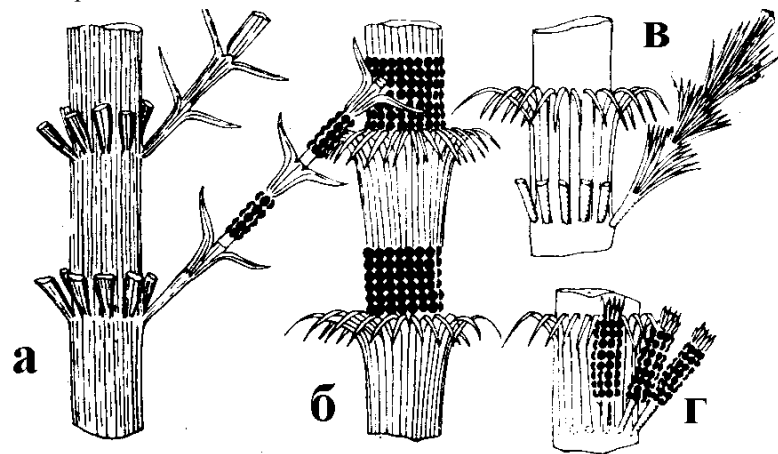


Рис.35. Сибирские Черновиевые: а - *Phyllopterys heeri*; б, в - *Equisetinostachys gorelovae*; г - *Sendersonia matura*.

Genus *Calamites* (Каламитес). Родовое название ископаемых представителей семейства принято для фрагментов, остатков сердцевинных слепков стволов. На этих слепках отпечаталась структура внутренней поверхности осей растений. Известно около 40 видов, которые встречались в течение среднего карбона - нижней перми в Европе, Восточной Азии и на Кавказе. Это были крупные, древовидные, способные ко вторичному утолщению хвощи. Плагитропный синтелом в виде мощного корневища был скрыт глубоко в субстрате. От него отходили вертикально вверх ортотропные оси - стволы, более или менее разветвленные. Ребра в смежных междоузлиях - чередующиеся. У близкого представителя - *Mesocalamites* - пучки (и ребра) в смежных междоузлиях не всегда чередующиеся и одновременно представлены оба типа прохождения пучков через узел. Растения, у которых сохраняется анатомическая структура осей, относят к следующему таксону.

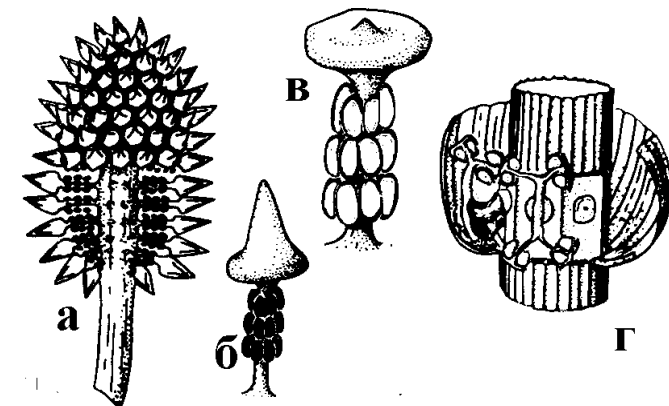


Рис.36. Представители порядка Equisetales: *Echinostachys oblonga*: а - стробил; б - спорангиофор; в - то же у другого вида (*E.cylindrica*); г - узел с микротеломным влагалищем и спорангиофорами у *Gondwanostachys*.

Genus *Arthropitys* (Артропитис). Виды рода встречались в каменноугольном периоде в Европе и Северной Америке. По внешнему виду аналогичны каламитам. Сюда отнесены представители с сохранившейся анатомической структурой. Первичные проводящие пучки эндархные и мезархные. Вторичная древесина более или менее массивная и сложена трахеидами, имеющими лестничную, сетчатую или точечную поровость. Вторичная древесина разделена на отдельные клинья межпучковыми сердцевинными лучами. Выражена перидерма. У близкого рода *Calamodendron* перидерма не представлена.

Ordo Equisetales

Потомки каламостахиевых. Появились в каменноугольном периоде. Травянистые растения. Спорангиофоры в терминальных стробилах или образуют фертильные зоны, не сопровождаются стерильными брактелями.

Familia Tschernoviaceae

Спорангиофоры образуют фертильные зоны на междуузлиях осей разных порядков; пельтатные, содержащие 10-11 спорангиев, которые расширенным основанием плотно прижаты к щитку и закрывают всю его нижнюю поверхность.

Phylloptys heeri (Филлопитис Хеера). Принадлежит каменноугольно-пермскому роду. Встречался в Сибири. Фертильные зоны из спорангиофоров расположены на боковых ветвях. Родовое название состоит из слов “хвоя” + “ель” и указывает, очевидно, на характер вегетативных структур.

Equisetinistachys gorelovae (Эквизетиностахис Гореловой). Принадлежит каменноугольно-пермскому роду. Встречался в Сибири. Фертильные зоны из спорангиофоров расположены в основаниях междуузлий неветвящейся главной оси. Родовое название можно перевести как “хвощеколосник”.

Sendersonia matura (Сендерсония созревающая). Принадлежит пермскому роду. Произрастала в Сибири. Фертильные зоны на боковых ветвях, которые редуцированы до единственного междуузлия, венчаемого пучком тонких микротеломов-филлоидов.

Genus *Tschernovia* (Черновия). Родовое название принято для изолированных спорангиофоров, характерного строения. Встречалась в Сибири.

Familia Gondwanostachyaceae

Для представителей семейства характерны чашевидные влагалища из сросшихся микротеломов-филлоидов. Внутри них располагаются сложно разветвленные спорангиофоры. Ножка спорангиофора дважды дихотомирует. На конце каждого ответвления располагался щиток с четырьмя висячими спорангиями.

Gondwanostachys australis (Гондваностахис австралийский). Встречался в верхней перми Австралии. Родовое название можно перевести как “гондваноколосник”.

Familia Echinostachyaceae

Спорангиофоры в стробилах. Стробилы на длинных ножках и располагались в пазухах интенсивно ветвящихся осей. Щиток спорангиофора

дисковидный или конический. Под щитком на ножке спорангиофора располагались спорангии в трех продольных рядах. Разноспоровые. Пермский род *Echynostachys* встречался в перми Западной Европы. Родовое название состоит из слов “еж” + “колос” и указывает на ежевидный облик стробилов, благодаря особой форме спорангиофоров.

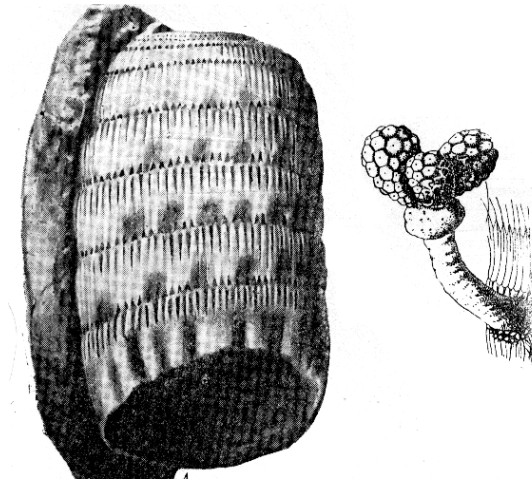


Рис.37. Окаменелая часть верхушки синтелома и реконструированные стробилы *Equisetites arenaceus*.

Familia Equisetaceae

Спорангиофоры в терминальных стробилах. Спорангии в числе 5-10 располагаются под щитком спорангиофора в один ряд. Равноспоровые. Ортотропные синтеломы, как правило, ветвистые в узлах. Микротеломы бесхлорофильные, сросшиеся во влагалища. Многолетние растения с ползучими подземными плагиотропными синтеломами в виде “корневищ”.

Genus *Equisetites* (Эквизетитес). Встречался в конце пермского периода в Западной Европе. Род, достаточно похожий на современные хвощи, но недостаточно хорошо изученный. У некоторых видов рода в стробилах спорангиофоры чередуются со стерильными брактелями, что характерно для порядка *Calamostachyales*.

Genus *Equisetostachys* (Эквизетиностахис). Ископаемый род, установленный для изолированных стробилов или фрагментов спороносных осей, близких по строению современным хвощам.

Genus *Neocalamites* (Неокаламитес). Ископаемый род (около пяти видов). Встречался в течение триасового и начала юрского периодов в Европе, Центральной и Восточной Азии, Южной Сибири. Генеративные органы как у современных хвощей. Микротеломы-филлоиды более или менее свободные до основания, часто сросшиеся в отдельные группы, длинные, ланцетные.



Рис.38. Общий вид растения *Hippochaete hiemalis*.

Genus *Equisetum* (Хвощ). Современный род, включающий 29 видов. Подразделяется на два подрода, а иногда - рода. Для хвощей в узком смысле характерны признаки: синтеломы однолетние, мягкие, не зимующие; стробилы без остроконечия на верхушке. Наиболее распространенными видами в Сибири являются внешне похожие Хвощ полевой (*Equisetum arvense*) и Хвощ луговой (*Equisetum pratense*). Встречаются по берегам рек, на лугах, залежах, в зарослях кустарников, как сорняки в посевах; Хвощ луговой обычен также в лесных сообществах.



Рис.39. Различные виды современных хвощей: а - *Equisetum sylvaticum*; б - *E. arvense*; в - *E. palustre*; г - *Hippochaete variegata*.

В Красноярском крае встречаются от южных границ до заполярья, а Хвощ луговой - даже до побережья северных морей бассейна Ледовитого океана. Другой распространенный вид - Хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*). Внешне хорошо отличается от предыдущих видов не простыми, а многократно разветвленными веточками. В большей степени приурочен к естественным местообитаниям. Часто встречается в лесах, на лугах, по окраинам болот.

Еще два вида - Хвощ болотный (*Equisetum palustre*) и Хвощ топяной (*Equisetum fluviatile*) встречаются в достаточно сырых и переувлажненных местообитаниях и также широко распространены по всей Сибири. Хвощ топяной может образовывать чистые заросли и произрастать непосредственно в воде. Это один из самых крупных сибирских хвощей. Его высота может достигать полутора метров.

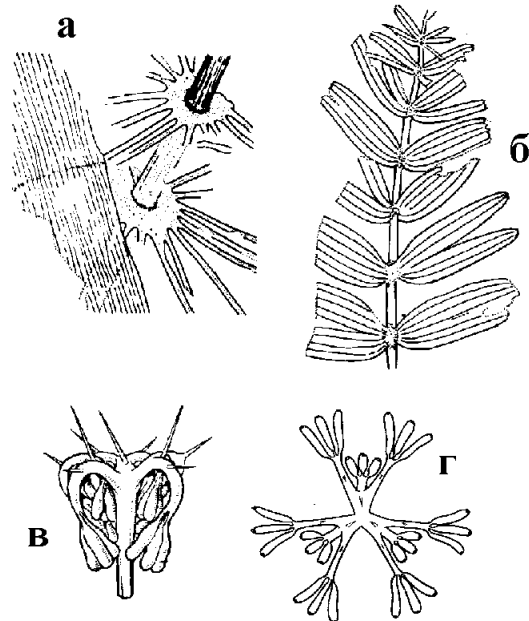


Рис.40. Сателлитные представители отдела Equisetiphyta: а - *Phyllothea indica*; б - *Schizoneura manchuriensis*; в - спорангиофор *Eviostachya hoegii*; г - то же в расправленном состоянии.

Genus *Hippochaete* (Гиппохете). Современный род. Иногда включается в состав рода *Equisetum* в ранге подрода. Характерные особенности: двулетние, зимующие, жесткие синтеломы; стробил заканчивается стерильным остроконечием. У сибирских видов ортотропные синтеломы неветвящиеся. Такие виды, как *Hippochaete scirpoides* (Гиппохете камышковая) и *Hippochaete variegata* (Гиппохете пестрая), являются довольно распространенными в Сибири, особенно в северных районах. Это небольшие растения до 25-30 см высотой. Оба вида встречаются по берегам рек, а первый вид - чаще в тенистых, влажных хвойных лесах.

Более редкий вид, приуроченный к южным районам Сибири - Гиппохете зимующая (*Hippochaete hiemalis*). Растения встречаются по берегам рек, в пойменных лесах, кустарниках, лугах; в высоту достигают более одного метра.

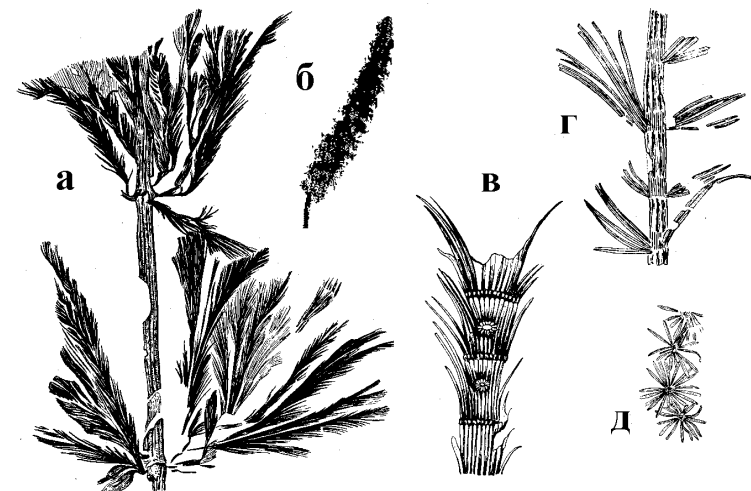


Рис.41. Ископаемые эквизетофиты. *Pseudobornia ursina*: а - ветвь; *Eviostachya hoegii*: б - стробил; *Equisetites sibirica*: в - часть фертильного синтелома; *Phyllothea czekanowskii*: г - часть синтелома; *Annularia radiata*: д - часть синтелома.

Сателлитные таксоны отдела EUISETOPHYTA

Pseudobornia ursina (Псевдоборния медвежья). Описана с острова Медвежьего, где произрастала в верхах девона - низах карбона. Растение имело главную ось - синтелом членистого строения высотой до 20 м, а в диаметре до полуметра. Ветви - трехметровые. Верхние ветви заканчивались стробилами размером в 30 см, состоящими из чередующихся мутовок брактеев и спорангиофоров. Спорангиофоры вильчатые, имеют до 30 спорангиев. Ветви последнего порядка располагаются в мутовках по четыре и дихотомируют до четырех раз. Сердцевинная полость в стволах и ветвях отсутствует, что приближает Псевдоборнию к Бовманитовым хвощам. Однако специфика строения вегетативных органов указывает на таксономическую изолированность этого представителя. Таксономический ранг в настоящее время не определен из-за слабой изученности ископаемых остатков.

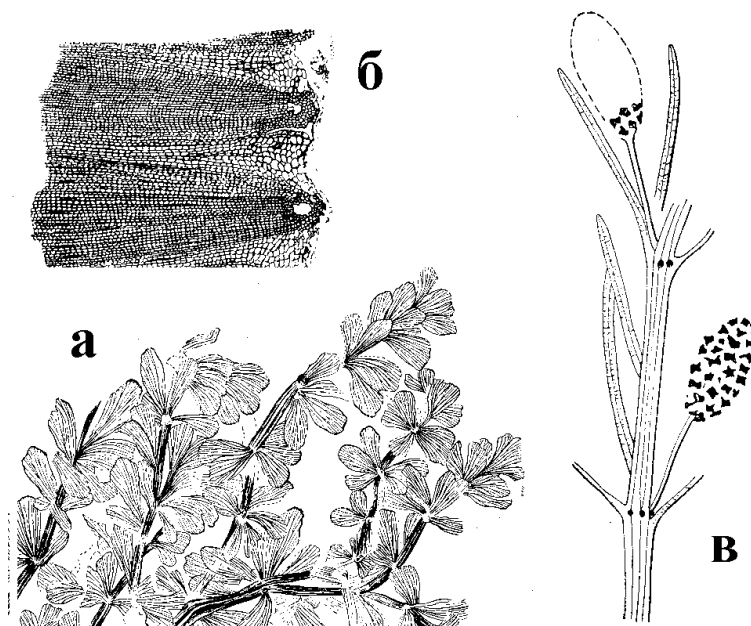


Рис.42. Ископаемые эквизетофиты. *Trizygia biarmicum*: а - стерильные синтеломы; *Arthropitys communis*: б - часть поперечный среза через древесину (первичную и вторичную) ортотропного синтеломы; *Neocalamites aff. carrerei*: в - фертильный синтелом со стробилами.

Eviostachya hoegii (Эвиостация Хэга). Один из самых древних представителей хвощей неопределенного таксономического ранга. Характерно своеобразие в строении генеративных и вегетативных органов. Протостела трехлучевая с парными протоксилемными полюсами близ концов лучей. Стробилы в мутовках. Спорангиофоры ветвящиеся. Спорангии вытянутые, располагаются по три на концах веточек. По характеру анатомического строения осей и морфологии спорангиофоров Эвиостация занимает промежуточное положение между древнейшими Бовманиновыми хвощами и еще более древними Ибиковыми папоротниками (Класс *Cladoxylopsida*). Вполне вероятно, что Эвиостация представляет собой связующее звено между двумя отделами высших растений и проливает свет на происхождение всех *Equisetophyta*.

Genus *Phyllotea* (Филлотека). Сборный род, охватывающий ископаемые остатки хвощей, имеющих микротеломы-филлоиды ("листья") сросшиеся на значительную длину в чашевидные или конические влага-

лища. Подобные вегетативные органы известны у представителей семейств Гондваностахиевых и Черновиевых в порядке *Equisetales*, по этой причине более детальные исследования разных видов Филлотек позволят многие из них относить разным родам одного либо другого семейства.

Genus *Schizoneura* (Шизонеура). Сборный ископаемый род, представители которого имеют строение вегетативных органов, похожее на Филлотеки. Отличительной особенностью является то, что микротеломы-филлоиды ("листья") срослись не все вместе, а только в несколько групп. Каждая группа ("солистья") похожа на отдельный лист за счет полного, по всей длине, срастания элементов структуры. Изучение генеративных структур некоторых Шизонеур позволило отнести их к другим ископаемым родам - *Echinostachys* (Гондвана) и *Manchurostachys* (Катазия).

DIVISIO ANTHOCEROTOPHYTA

Своеобразная группа растений. Как и у мхов, в жизненном цикле преобладает гаметофит. Однако растения данного отдела, в отличие от мхов, характеризуются очень специфическим строением и гаметофита, и спорофита. Рядом особенностей в строении полового поколения напоминает водоросли. Бесполое поколение по признакам - типичное *Embryobionta*. Вероятно, антоцеротовые мхи близки первым древним высшим растениям. В филогенетической системе высших растений занимают изолированное положение. Гаметофит не расчленен на "стебель" и "листья", состоит из стелющегося по субстрату пластинчатого розетковидного слоевища; последнее недифференцировано на основную и ассимиляционную ткани, без выраженного эпидермиса, часто с "устыщами" на нижней поверхности, которые открываются в полости, заполненные сначала слизью, а затем шаровидными колониями синезеленых водорослей из рода *Nostoc*; каждая клетка содержит по одному пластинчатому хроматофору с пиреноидом. В коробочке кроме спор почти всегда развиваются стерильные, пустые образования - псевдоэлатеры, состоящие из одной или нескольких клеток, обычно коленчато-изогнутые, без спиральных утолщений стенок. Спорофит стручковидный, без ножки, с нитевидной колонкой, вскрывающийся двумя створками. Отдел включает один класс и один порядок.

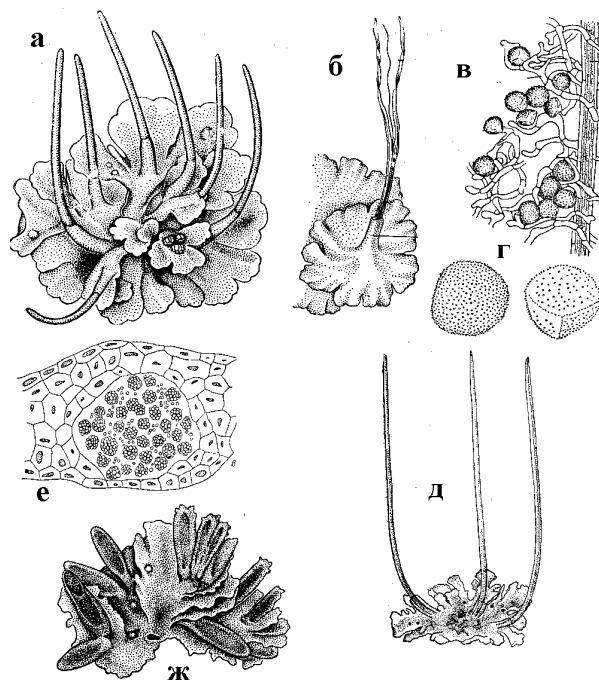


Рис.43. Антоцеротовые. *Anthoceros laevis*: а -общий вид; б - то же со зрелыми, раскрытыми спорогонами; в - часть колонки со спорами и псевдоэлатерами; г - споры; *Aspiromitus cavernosus*: д - общий вид; е - разрез через участок слоевища с полостью; *Notothylas orbicularis*: ж - общий вид слоевища.

CLASSIS ANTHOCEROTOPSIDA

Ordo Anthocerotales

Familia Anthocerotaceae

Семейство с типичными признаками отдела. Наименее специализированные представители. Включает 4 рода.

Genus *Anthoceros* (Антоцерос). Представители рода не имеют крупных слизевых полостей. Споры желтые. Растения двудомные и однодомные. Один из наиболее распространенных видов - *A. laevis* (Антоцерос гладкий). Встречается в Европе и Северной Африке. Произрастает на влажной кислой почве на полях, по краям канав, вымоин. Другой, также достаточно распространенный, вид - *A. carolinianus* (А.каролинс-

кий). Встречается в аналогичных местообитаниях. Распространен в умеренной полосе и в горах тропической полосы.

Genus *Aspiromitus* (Аспиромитус). Слоевище с крупными слизевыми полостями, заполненными сине-зелеными водорослями. Споры бурые или черные. В роде более 100 видов.

Familia Notothylaceae

Представители семейства более специализированы. Спорофит имеет зачаточную ножку и ограниченный рост. Хлоропласты в наружных клетках спорогона отсутствуют. Включает единственный род *Notothylas* (Нототилас).

DIVISIO BRYOPHYTA

Это растения, у которых в жизненном цикле преобладает половое поколение (гаметофит). Бесполое поколение - спорогон имеет подчиненное значение. Уровень соматической организации - телом. Телом мхов представлен монотеломом. Спорофит мхов неветвистый; прикреплен к гаметофиту; его проводящая система редуцирована; настоящая ксилема и флоэма отсутствуют, вместо них развиваются лептоиды (аналог флоэмы) и гидроиды (аналог ксилемы). Спорангий (коробочка) более или менее шаровидный и имеет приспособления для вскрывания. Внутри спорангиев кроме спор могут развиваться стерильные образования - элатеры; центральная часть коробочки может быть представлена особым образованием - колонкой. Гаметофит в виде слоевища или разделен на "стебель" - каулидий и "листья" - филлидии. По различным подсчетам на планете встречается от 22 до 27 тысяч видов мхов.

CLASSIS MARCHANTIOPSIDA

Гаметофит представителей класса имеет дорзовентральное (очень редко радиальное) строение, при этом может быть слоевищным или "листочекным" образованием. В клетках гаметофита имеются особые выделения - масляные тельца. В коробочке спорофита кроме спор развиваются стерильные одноклеточные образования - элатеры (пружинки), способствующие рассеиванию спор. Колонка отсутствует. Спорофит без ножки или с тонкой, быстро увядающей ножкой, иногда развивается внутри гаметофита; вскрывается двумя-четырьмя створками или неправильными разрывами. Протонема почти не развита и представлена либо короткой нитью, либо пластинкой. Известно около 8,5 тысяч видов печеночников.

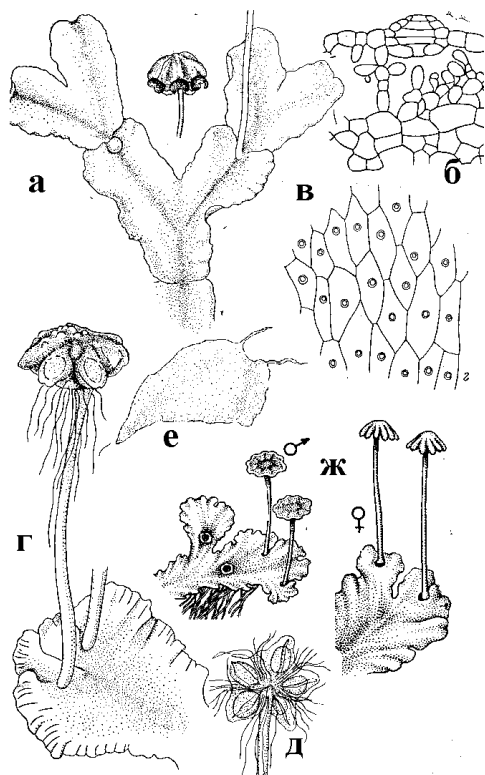


Рис.44. *Preissia quadrata*: а - общий вид слоевища с подставкой; б - срез через верхнюю часть слоевища с "устьцем"; в - участок верхней поверхности слоевища; *Reboulia hemisphaerica*: г - слоевище с подставкой; д - ложе подставки с нижней стороны; е - амфигастрий; *Marchantia polymorpha*: ж - слоевища с мужскими и женскими подставками.

SUBCLASSIS MARCHANTIIDAE

Гаметофит в виде многослойного слоевища сложного строения: нижняя часть его образована бесцветными клетками, содержащими крахмал (основная, или запасаящая, ткань), в верхней части расположена ассимиляционная ткань, состоящая из богатых хлоропластами клеточных нитей или однослойных стенок, с узкими промежутками или чаще широкими полостями (воздушными камерами) между ними; в последнем случае верхняя поверхность слоевища сетчатая, разделена нечеткими или резко выраженными темноватыми линиями на многоуголь-

ные участки с "устьцем" в центре; нижняя поверхность слоевища с брюшными чешуйками и ризоидами двух типов - гладкими и язычковыми; органы размножения расположены на особых зонтиковидных или головчатых подставках, реже непосредственно в верхней части слоевища

Ordo Marchantiales

Ассимиляционная ткань гаметофита состоит из воздушных камер, разделенных одноклеточными зелеными (с хлоропластами) стенками. Внутри, на дне воздушных камер, часто развиваются клеточные нити - ассимиляторы. Верхний эпидермис гаметофита с дифференцированными "устьцами". Архегонии расположены на особых подставках, возвышающихся над слоевищем. Спорогон со стопой и короткой ножкой. Элатеры развиты или отсутствуют.

Familia Marchantiaceae

Антеридии и архегонии на подставках с ножкой. "Устьица" на поперечных срезах через слоевище имеют бочонковидную форму. Вегетативное размножение осуществляется с помощью особых выводковых телец. Амфигастрий расположены в двух или более рядах. В составе семейства 7 родов.

Genus *Marchantia* (Маршанция). Мхи с крупными слоевищами, на поверхности которых четко просматриваются границы воздушных камер. Основная ткань слоевища бесцветная. Амфигастрий мелкие, бесцветные или пурпуровые, расположены в 4-6 рядов. На поверхности слоевища развиваются выводковые корзинки. Архегонияльная подставка разделена на 8-11 лучей. Название рода дано по имени французского ботаника Н.Маршана. Род включает около 70 видов. Самый распространенный - *M. polymorpha* (М.многообразная). Распространена на всех континентах, кроме Антарктиды и Австралии. Произрастает на влажных почвах: по берегам ручьев, озер, краям канав, в садах и огородах, иногда на скалах. Слоевища этого вида довольно крупные: могут достигать 10 см длины и 2 см ширины.

Genus *Preissia* (Прейссия). Слоевища менее крупные - до 3 см. Поверхность "таллома" с заметными ячейками - воздушными камерами, как у Маршанции. Основная ткань слоевища в области срединного ребра красноватая. Амфигастрий крупные, пурпуровые, двурядные. Выводковых корзиночек нет. Архегонияльная подставка коротко 3-4-лопастная. Название дано по имени пражского врача Б.Прейсса. В составе рода единственный вид - *P. quadrata* (П.квадратная). Встречается в Евразии и Северной Америке. Гигро-мезофильный кальцефил. Произрастает на мелкоземистой поверхности скал, по берегам ручьев и рек.

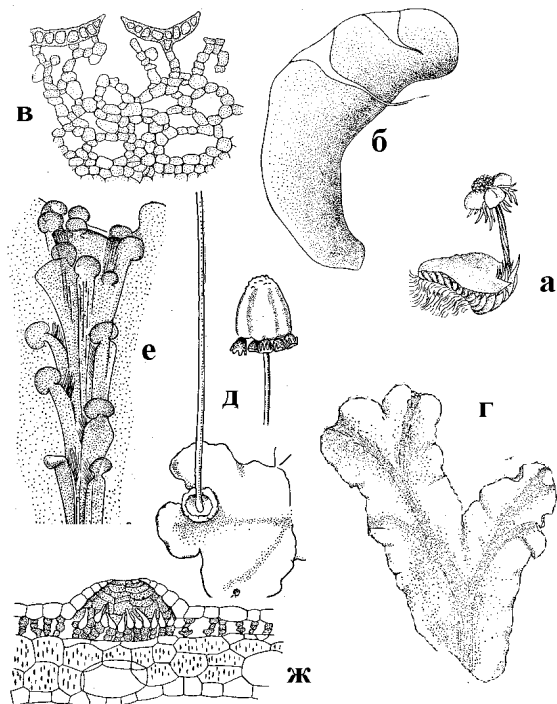


Рис.45. *Mannia fragrans*: а - общий вид; б - амфигастрий; в - срез через верхнюю часть слоевища; *Conocephalum conicum*: г - часть стерильного слоевища; д - слоевище с архегониальной подставкой; е - амфигастрии на слоевище; ж - срез через слоевище в области "устыща".

Familia Aytoniaceae

Антеридии погружены в слоевище. "Устьица" простые. Амфигастрии полулунной формы, с одним-двумя ланцетными или почти линейными придатками. Коробочка раскрывается посредством отделения верхней, в виде крышечки, части. В составе семейства 5 родов.

Genus *Reboulia* (Ребулия). Слоевище средних размеров: до 3 см длины и 8 мм ширины, сверху пурпуровое или только с окрашенными в этот цвет краями. Амфигастрии с нитевидными придатками. "Устьица" окружены тремя-пятью кольцеобразными рядами клеток. Ассимиляционная ткань занимает от половины до 3/8 толщины слоевища. Название дано по фамилии французского ботаника Э.Ребуля. В роде, вероятно, один вид - *R.hemisphaerica* (Р.полушаровидная). Встречается на всех

континентах, кроме Антарктиды. Произрастает на скалах (большой частью известняковых) со слоем гумуса.

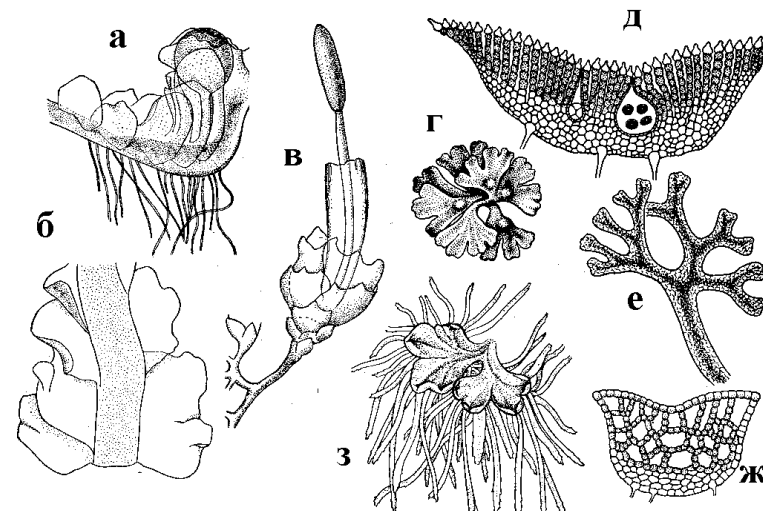


Рис.46. *Fossombronina foveolata*: а - растение со спорогоном; б - часть слоевища (вид сверху); *Naplomitrium hookeri*: в - общий вид; *Riccia glauca*: г - общий вид; д - срез через слоевище со спорогоном; *Riccia huebeneriana*: е - общий вид; ж - срез через слоевище; *Ricciocarpus natans*: з - общий вид слоевища с амфигастриями.

Genus *Mannia* (Манния). Слоевище более мелких размеров, сверху светло-охристого или песочного, иногда с зеленоватым оттенком, цвета. Амфигастрии с узкотреугольными или почти ланцетными придатками. "Устьица" окружены двумя-тремя кольцеобразными рядами клеток. Ассимиляционная ткань занимает от половины до 3/8 толщины слоевища. Род включает более 10 видов.

Familia Conocephalaceae

Антеридии погружены в слоевище. "Устьица" простые. Амфигастрии ланцетной формы, с почти округлым или почковидным придатком. Коробочка разрывается на 4-8 лопастей. В составе семейства 2 рода.

Genus *Conocephalum* (Коноцефалум). Слоевища крупные или средних размеров: до 10 см длиной и 2 см шириной; сверху ячеистые. Архегониальная подставка закругленно-конической формы. "Устьица" окружены четырьмя-семью кольцеобразными рядами клеток. Включает 2 вида. Самый распространенный - *C.conicum* (К.конический). Встречается в

умеренной полосе северного полушария. Произрастает на влажной гумусированной почве, по берегам ручьев, на скалах. Мезогигрофит.

Ordo Ricciales

Ассимиляционная ткань гаметофита без дополнительных ассимиляционных нитей. “Устьица” часто редуцированы или отсутствуют. Гаметангии и спорогонии погружены в слоевище, последние могут быть без ножки и стопы. Элатеры отсутствуют.

Familia Ricciaceae

Ассимиляционная ткань в виде воздушных камер или в виде вертикальных нитей из одного ряда клеток, разделенных узкими каналами.

Genus *Ricciocarpos* (Риччиокарпос). Растение водное, редко наземное. Ризоиды обычно отсутствуют. Амфигастрии линейные или линейно-продолговатые, по краю зубчатые, фиолетовые или зеленовато-бурые, содержат масляные тельца. Включает единственный вид - *R. natans* (Р.плавающий). Встречается на всех континентах, кроме Антарктиды. Распространен в водоемах со стоячей водой, а также на иле по обсыхающим берегам. В Сибири очень редок.

Genus *Riccia* (Риччия). Растение водное или наземное. Ризоиды обильные. Амфигастрии мелкие, цельнокрайные, рано разрушающиеся, не содержат масляные тельца. Назван по фамилии флорентийского ботаника П.Ф.Риччи. В роде около 100 видов. Один из наиболее известных - *R. fluitans* (Р.плавающая). Вид является гидрофильным космополитом. Встречается в мелких водоемах со стоячей или слабопроточной водой, на болотцах, на обсыхающих илистых местах по берегам водоемов.

SUBCLASSIS - JUNGERMANNIADAE

Гаметофит расчленен на “стебель” и “листья” или в виде слоевища простого, недифференцированного строения. Брюшные чешуйки - амфигастрии - отсутствуют или очень мелкие. Ризоиды только гладкие. Гаметангии и спорогонии всегда расположены непосредственно на поверхности гаметофита: или в терминальной части, или на спинной стороне.

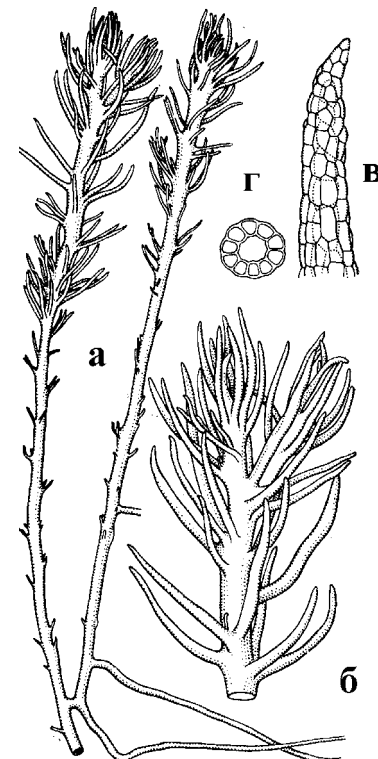


Рис.47. *Takakia lepidozioides*: а - общий вид растения; б - верхушка растения; в - “лист”; г - поперечный срез “листа”.

Superordo Haplomitrianae

Ordo Haplomitriales

Вегетативное тело гаметофита расчленено на ортотропный “стебель” и три ряда почти одинаковых “листьев”. Филлидии цельные, цельнокрайные или со слегка выемчатыми краями, поперечно прикрепленные; “листья” спинного ряда иногда несколько более узкие. Ризоидов нет. Спорогон и гаметангии верхушечные. Защитные образования вокруг спорогона отсутствуют, развит только мясистый “стеблевой” колпачок. Включает одно семейство и два рода.

Familia Haplomitriaceae

Genus *Haplomitrium* (Гапломитриум). Филлидии с выемчатыми краями. Антеридии и архегонии расположены на дисковидно расширенной верхушке “побега”. Род включает около 9 видов, распространенных большей частью в Юго-Восточной Азии, Южной Америке и Австралии. В арктической Европе и Карпатах встречается самый северный вид - *H. hookeri* (Г.Гукера). Произрастает на влажной песчаной и торфянистой почве.

Superordo Takakianae

Ordo Takakiales

Мелкие до 1 см высотой растения, имеющие радиальную симметрию. Гаметофит с ортотропными и плагиотропными каулидиями. “Листья” в виде цилиндрических полых выростов, расположенные по 2-4. Архегонии расположены по “стеблю” неупорядочно. Изолированный в систематическом отношении надпорядок. Включает единственный двухвидовой род.

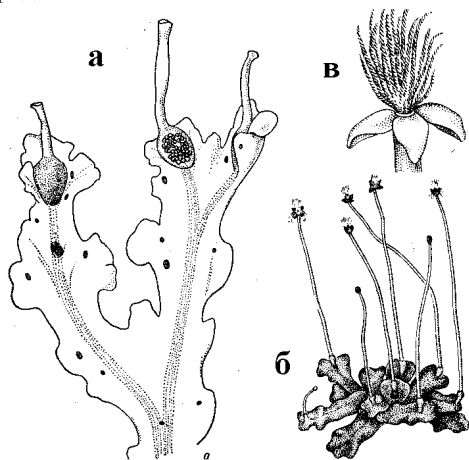


Рис.48. *Blasia pusilla*: а - слоевище с выводковыми колбочками; *Pellia epiphylla*: б - общий вид; в - раскрытая коробочка с пучком элатер на элатофоре.

Familia Takakiaceae

Genus *Takakia* (Такакия). Род с дизъюнктивным ареалом, включает два вида. *T. lepidiozoides* (Т.лепидозиевая) встречается в горных районах Японии, в Гималаях и на о. Калимантан; *T. ceratophylla* (Т.роголистная) - на тихоокеанском побережье Северной Америки.

Superordo Metzgerianae

Вегетативное тело гаметофита в виде пластинчатых или лентовидных слоевищ, часто разветвленных, редко гаметофит “листо-стеблеобразный”. Гаметангии развиваются на спинной стороне слоевища и никогда не бывают верхушечными.

Ordo Fossombroniales

Гаметофит “листо-стеблеобразный”, дорзовентральный. Спинная сторона “стебля” плоская или вогнутая. “Листья” языковидные, сильно сбегающие, с более или менее курчавыми, слабовыемчатыми краями. Ризоиды фиолетово-пурпуровые. В порядке одно семейство и три рода.

Familia Codoniaceae

Genus *Fossombronia* (Фоссомброния). Единственный род семейства, встречающийся в России. На севере Западной Сибири встречается *F. alascana* (Ф.аляскинская). Этот вид встречается также в арктической полосе Северной Америки. Произрастает в тундрах на пятнах голого субстрата, содержащего известь.

Ordo Metzgeriales

Гаметофит в виде пластинчатого или лентовидного слоевища простого строения, не дифференцированного на различные слои. Стенка спорангия 2-5-слойная; коробочка раскрывается двумя (пятью) створками; эпидермальные клетки коробочки окрашенные, не прозрачные.

Familia Blasiaceae

Слоевище гаметофита со слабо выраженным срединным ребром; вильчато-ветвящееся. На нижней стороне слоевища развиваются небольшие брюшные чешуйки и “ушки” - особые небольшие полости, заполненные сине-зелеными водорослями *Nostoc*. Выводковые тела двух типов. В семействе два рода, один из которых распространен только в Японии.

Blasia pusilla (Блазия крошечная). Единственный, довольно широко распространенный вид рода. Встречается в бореальной зоне (в меньшей степени в субтропической) северного полушария и в Австралии. Произрастает на кислых или нейтральных слабо задернованных глинистых или илисто-песчаных почвах: по берегам водоемов, в лесах, по краю дорог и троп. Выводковые тела двух типов: звездчатые (расположены свободно на поверхности слоевища) и сферические (развиваются в особых выводковых вместилищах - колбочках).

Familia Pelliaceae

Слоевище гаметофита без резко выдающегося срединного ребра. Амфигастрии отсутствуют. Гаметангии развиваются в полостях или углублениях на верхней стороне слоевища. Архегонии в группах, прикрыты специальным выростом слоевища в виде чешуйки - псевдопериантием. Коробочка спорозита шаровидная, раскрывается до основания четырьмя створками. В центре коробочки развивается элатофор. В семействе представлено два рода.

Genus *Pellia* (Пеллия). Небольшой род, включающий четыре вида. Один из наиболее распространенных видов - *P. epiphylla* (П. налистная). Встречается в умеренной полосе северного полушария. Произрастает на сырых и болотистых почвах по берегам ручьев и озер, вдоль канав, на осоковых болотах. Слабо ацидофильный, иногда кальцефильный гигрофит.

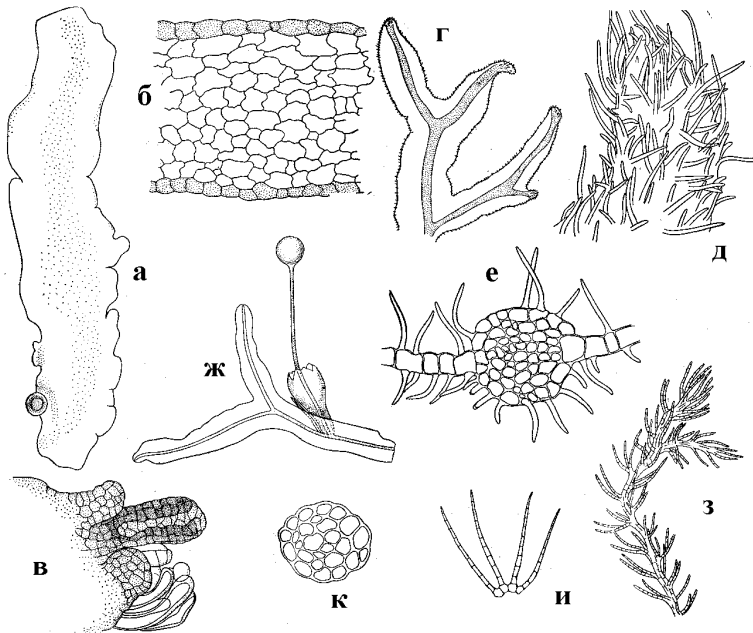


Рис.49. *Aneura pinguis*: а - слоевище; б - поперечный срез через слоевище; в - участок слоевища с архегониями; *Arometzeria pubescens*: г - часть слоевища; д - апикальная часть слоевища; е - поперечный срез через слоевище; *Metzgeria furcata*: ж - слоевище со спорогоном; *Biepharostoma trichophyllum*: з - общий вид; и - "лист"; к - поперечный срез "стебля".

Familia Aneuraceae

Слоевище гаметофита без выраженного срединного ребра, многослойное, постепенно утончающееся к краям. Ветвление - вильчатое или перистое. В области архегониев ткань слоевища разрастается и образует крупный, мясистый плодовой мешок. Коробочка спорозита эллипсоидальная или почти цилиндрическая. Выводковые почки развиваются внутри клеток верхней поверхности слоевища. В семействе три рода.

Genus *Aneura* (Аневра). Крупнослоевищный печеночник. Масляные тельца мелкие, во множестве или по нескольку в клетках. В роде около семи видов. В Сибири встречается только *A. pinguis* (А. тучная), которая распространена также по всему Земному шару, в том числе и на Антарктических островах. Произрастает в сырых местах: берега водоемов, болота, склоны оврагов, моховые тундры, близ снежников, на скалах, на гнилых деревьях. Предпочитает субстраты, содержащие известь.

Familia Metzgeriaceae

Слоевище гаметофита ложно дихотомически ветвящееся, резко дифференцированное на срединное ребро - "жилку" и однослойную краевую часть - "крыло". Вместо ризоидов развиваются одноклеточные волоски с хлоропластами. Они могут присутствовать не только на нижней и боковой поверхностях слоевища, но и на верхней. Вместо псевдопериантия развивается мясистый "побеговый" колпачок. Коробочка спорозита раскрывается четырьмя створками и имеет двухслойные стенки. В семействе три рода.

Genus *Apometzeria* (Апомецгерия). Включает два вида. Поверхность слоевища волосистая с обеих сторон. В Сибири довольно редко встречается только *A. pubescens* (А. пушистая). Приурочена к южной части умеренной зоны северного полушария. Произрастает на гумусированной поверхности скал, редко на стволах деревьев. Предпочитает известковистые субстраты.

Genus *Metzgeria* (Мецгерия). В роде более 120 видов. Характерно отсутствие опушения на верхней стороне слоевища. В Сибири очень редко встречается только *M. furcata* (М. вильчатая). Единственное местонахождение зафиксировано в заповеднике "Столбы" близ города Красноярска. Встречается также в Европе, Юго-Восточной Азии, Северной и Центральной Америке, Австралии, Африке. Произрастает на скалах, пнях и корнях деревьев, колоднике. предпочитает сухие тенистые места.

Superordo Jungermannianae

Вегетативное тело гаметофита в виде “стебля” и “листьев”. Гаметангии и спорогонии верхушечные. Ризоиды бесцветные или буроватые, иногда отсутствуют. “Стебель” сверху выпуклый. “Листья” цельные или 2-5-лопастные, иногда рассеченные.

Ordo Ptilidiales

Амфигастрии крупные, сходные с боковыми “листьями”. Ризоиды, как правило, развиваются у основания амфигастриев. “Листья” от двураздельных или двурассеченных до 4-5-рассеченных, без мешковидных образований при основании.

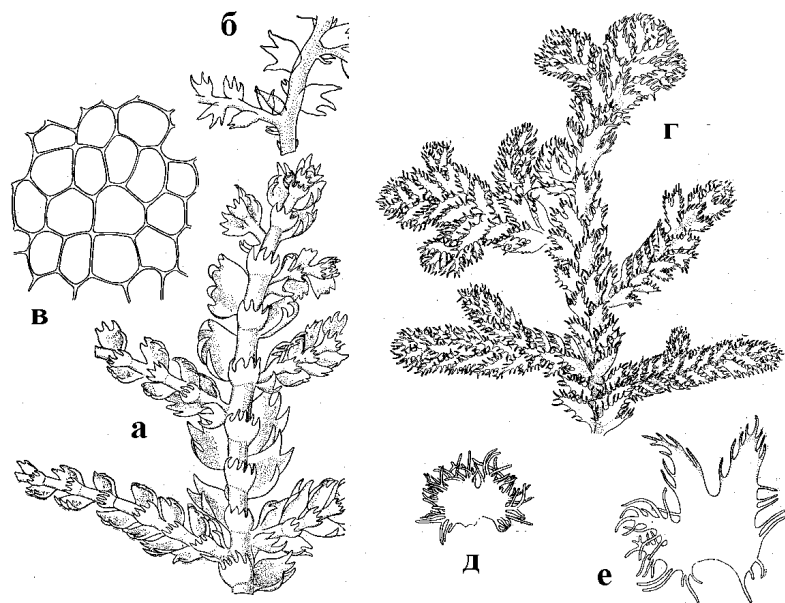


Рис.50. *Lepidozia reptans*: а - общий вид растения с брюшной стороны; б - часть “побега” теневой формы; в - клетки “листа”; г - общий вид; д - амфигастрий; е - “лист”.

Familia Pseudolepicoleaceae

Мелкие растения. “Стебель” с едва дифференцированным коровым слоем. “Листья” поперечно прикрепленные или сбегające, 2-5-раздельные или рассеченные. Доли “листьев” почти равные. В семействе 9 родов.

Vlepharostoma trichophyllum (Блефаростома волосолистная). Мелкое растение, имеющее размеры тела гаметофита 4-12 мм. “Листья” почти до основания разделены на 3-4 сегмента, каждый из которых состоит из одного ряда клеток. Встречается в умеренных широтах северного и южного полушарий. Произрастает в лесах, по берегам рек и ручьев, в тундрах на валежнике, гниющих стволах, корнях деревьев и кустарников, скалах. Довольно распространенный вид.

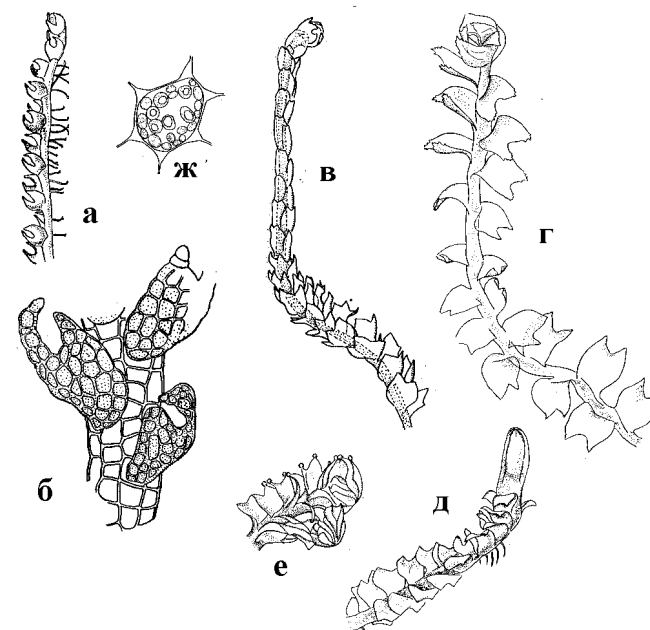


Рис.51. *Cephalozia bicuspidata*: а - общий облик; б - участок “побега” с клеточной сетью; *Orthocaulis attenuatus*: в - общий вид; *Lophozia ventricosa*: г - стерильное растение; д - растение с периантием; е - растение с выводковыми почками; ж - клетка с масляными тельцами и хлоропластами.

Familia Ptilidiaceae

Растения более или менее правильно, просто или дважды-трижды-перистоветвистые. “Листья” по краям с характерными ресничками, часто несимметричные, почти поперечно прикрепленные, набегающие, 3-5-лопастные. Периантий образуется. В составе семейства два рода.

Genus *Ptilidium* (Птилидиум). В составе рода три вида. Амфигастрии сходны с “листьями”, имеют почти такие же размеры. Растения от-

носительно более крупные: вегетативное тело гаметофита может достигать 3-8 см. “Листья” резко несимметричные с более крупной спинной лопастью, состоят из изодиаметрических, сильно колленхиматических клеток. В лесной полосе Южной Сибири широко распространен *P. pulcherrimum* (П. красивейший), часто произрастающий на коре деревьев хвойных пород и березы, гниющей древесине, скалах. Это мелкое растение, имеющее 0.7-2 см длины. “Листья” разделены на три доли на 2/3-4/5 длины. Другой, более крупный вид - *Ptilidium ciliare* (Птилидиум реснитчатый), распространен в горах юга Сибири, где представлен во влажных тундрах, в лесах на валежнике, на скалах. Встречается почти на всех континентах. “Стебель” достигает 2-6 см длины. “Листья” на 1/3-1/2 разделены на 4-6 лопастей.

Ordo Lepidoziales

Амфигастрии довольно мелкие, иногда отсутствуют, заметно отличаются по форме от “листьев”. Масляные тельца в клетках часто отсутствуют. “Листья” набегающие или сбегающие, поперечно прикрепленные, цельные или 3-4-раздельные. Наружные клетки “стебля” более крупные и тонкостенные, образуют гиалодермис. В составе порядка пять семейств.

Familia Lepidoziaceae

Растения перисто-ветвистые. Амфигастрии составляют 0,2-0,7 величины “листьев” по площади. “Листья” цельные или 3-4-раздельные, набегающие или поперечно прикрепленные. Ризоиды отходят только от оснований амфигастриев. Перинтий крупный, сверху трехгранный, кверху стянутый. В составе семейства свыше 20 родов.

Genus *Lepidozia* (Лепидозия). Довольно крупный, в основном тропический род, включающий около 300 видов. “Листья” примерно до середины или глубже 3-4-лопастные или раздельные. Амфигастрии сходны с боковыми “листьями”. Ветви продолжены в плетевидные флагеллы. Растения имеют “олиственный стебель” не менее 0.6 мм шириной. В Сибири распространен вид *Lepidozia reptans* (Лепидозия ползучая). Кроме Сибири встречается по всей лесной зоне умеренной полосы северного полушария. Произрастает на гнилой древесине, гумусированной почве, скалах. Размеры гаметофита 0,7-3 см длиной.

Familia Cephaloziaceae

Довольно мелкие растения. “Стебель” с более или менее выраженным гиалодермисом. “Листья” косо сбегающие, вдоль или почти поперечно прикрепленные, двулопастные или двураздельные, цельнокрай-

ные. Амфигастрии, как правило, отсутствуют. В составе семейства 8-10 родов.

Genus *Cephalozia* (Цефалозия). Многовидовой род. Амфигастрии очень мелкие или отсутствуют. “Листья” косо прикрепленные, имеют более или менее острые лопасти. В лесной полосе Сибири широко распространен вид *Cephalozia bicuspidata* (Цефалозия двузаостренная). Это довольно маленькое растение: его “побеги” составляют от 1,5 мм до 2 см длины. Произрастает в темнохвойных и лиственных лесах на гниющей древесине, почве, влажных скалах, камнях среди русел горных рек, в тундрах и на болотах.

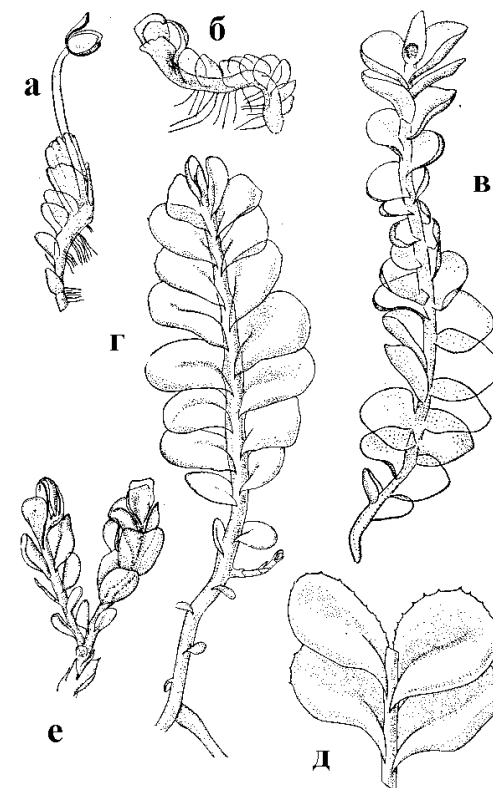


Рис.52. *Jungermannia atrovirens*: а - растение со спорогоном; б - “мелколистная” модификация; в - теневая модификация; *Plagiochila porelloides*: г - общий вид; д - часть растения с зубчатыми “листьями”; е - карликовая арктическая раса.

Ordo Jungermanniales (Lophoziales)

Растения анизофильные или двурядно “облиственные”. Амфигастрии особой формы, очень мелкие или отсутствуют. Ризоиды хорошо развиты и равномерно распределены на брюшной стороне гаметофита. Мужские генеративные структуры четко отграничены от остальной части “побега”. Ножка спорогона длинная.

Familia Lophaziaceae

Амфигастрии крупные, мелкие или отсутствуют. “Листья” 2-4-лопастные или отдельные, сбегающие или почти поперечно прикрепленные, вогнутые. Перидантий хорошо развитый, не сжатый с боков. Коробочка шаровидная или эллипсоидальная. В семействе свыше 20 родов.

Genus *Orthocaulis* (Ортокаулис). Небольшой род, включающий около 10 видов. “Стебель” прямостоячий или восходящий, не дифференцирован дорсивентрально. Амфигастрии с одной или несколькими ресничками либо отсутствуют. Растения двудомные. В Сибири один из наиболее широко встречающихся видов - *O. attenuatus* (О. утончающийся): произрастает от средней части лесной зоны до гор на юге региона. Поселяется на гнилой древесине, скалах, тофянистых почвах.

Genus *Lophozia* (Лофозия). В составе рода около 30 видов. Это мелкие или средних размеров растения, имеющие цвет гаметофита от бледно-зеленого до красно-бурого, буровато-пурпурового или почти черного. “Стебель” распростертый или приподнимающийся. “Листья” 2-3-лопастные, несущие выводковые почки. Амфигастрии, как правило, отсутствуют. Масляные тельца зернистые. Одним из наиболее распространенных в Сибири видов является *Lophozia ventricosa* (Лофозия вздутая). Это бореальный вид северного полушария. Произрастает в лесах на гниющей древесине, основаниях стволов деревьев, почве, в тундрах.

Familia Jungermanniaceae

Амфигастрии мелкие или отсутствуют. “Стебель” прямостоячий или стелющийся, без ясной дорсивентральной дифференциации. Ризоиды бесцветные или окрашенные. “Листья” сбегающие, косо прикрепленные, цельные или наверху выемчатые, редко двулопастные. Коробочка по созреванию до основания разрывается на 4 створки. В составе семейства 20 родов.

Genus *Jungermannia* (Юнгерманния). В составе этого небольшого рода 8 видов. “Листья” от яйцевидных до почти округлых, их клетки без угловых утолщений стенок. Ризоиды желто-бурые или охристо-желтые. Перидантий наверху более или менее складчатый. В Южной Сибири из-

вестен единственный вид - *Jungermannia atrovirens* (Юнгерманния темно-зеленая). Встречается в горных районах северного полушария. Произрастает на известковых скалах и в воде ручьев в районах распространения известняков или других карбонатных пород.

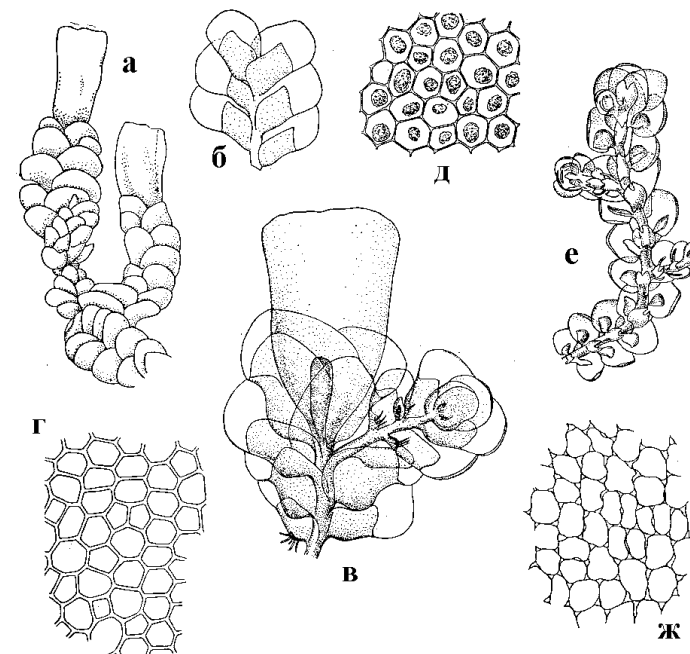


Рис.53. *Radula complanata*: а - общий вид; б - часть слоевища с брюшной стороны; в - верхушка растения с антеридиальными и архегониальными покровными “листьями” и перидантием; г - клетки “листа”; д - то же с масляными тельцами; *Frullania dilatata*: е - растение с брюшной стороны; ж - клетки “листа”.

Familia Plagioglossaceae

Амфигастрии мелкие или отсутствуют. “Листья” сбегающие, цельные, редко двухлопастные, более или менее “стеблеобъемлющие”, состоят из клеток с угловыми утолщениями. Ризоиды распределены равномерно на брюшной стороне “стебля”. В семействе один род.

Genus *Plagioglossa* (Плаггиоглосса). Довольно крупный род, включающий несколько сотен видов. Лесной европейский вид *P. major* (П. большая) является самым крупным в России: длина “стебля” гаметофита может достигать 15 см. Самый распространенный в Сибири вид -

P. porelloides (П. порелловидная), встречается в лесной полосе северного полушария. Поселяется во влажных лесах, часто в прируслых на гниющей древесине, основаниях стволов деревьев, скалах. Размеры растения - 3-7 см длины.

Subordo Porellinae

Амфигастрии развиты или отсутствуют. Ризоиды развиваются на основаниях амфигастриев или на участках, им соответствующих. В составе подпорядка насчитывается пять семейств.

Familia Jubulaceae (Frullaniaceae)

Растения часто окрашены, имеют вторичные пигменты. “Листья” цельнокрайние, разделены до основания на две доли, прикрепляющиеся к “стеблю”, как правило, косо. Брюшная лопасть “листа” более мелкая, соединена со спинной очень узкой полоской, полая, колпачковидная, кувшиновидная, иногда в виде листочка. Амфигастрии всегда имеются, двулопастные. В семействе три рода.

Genus *Frullania* (Фруллания). Обширный род, охватывающий около 300 большей частью тропических и субтропических видов. В России встречаются 15 видов, многие из которых очень редкие. Один из наиболее распространенных видов - *Frullania dilatata* (Ф. расширенная). Его ареал - южная полоса умеренной зоны Евразии. Произрастает на коре лиственных деревьев, а в северной части ареала - на скалах.

Subordo Radulinae

Амфигастрии отсутствуют. Ризоиды развиваются только на брюшных лопасть “листьев”, а на “стебле” гаметофита отсутствуют. “Листья” набегающие. Перинтий уплощенный в спинно-брюшном направлении, имеет широкое усеченное устье. В состав подпорядка входит единственное семейство и один род.

Familia Radulaceae

Genus *Radula* (Радула). Крупный род, охватывающий более 200 видов, главным образом, тропических. В России встречается 6 видов, из которых только два заходят в Сибирь. Самый распространенный вид - *Radula complanata* (Радула сплюснутая) - обычен по всей умеренной полосе северного полушария. Предпочитает поселяться на коре деревьев (обычно лиственных пород), а также на скалах. Это небольшой печеночник, имеющий размеры гаметофита несколько сантиметров длиной и 1-2,5 мм шириной.

CLASSIS BRYOPSIDA

Гаметофит представителей класса имеет радиальное строение и никогда не бывает слоевищным. Спорофит усложненного строения, представлен коробочкой различной формы с колонкой внутри, обычно с дифференцированной крышечкой или раскрывающейся четырьмя створками. Элатеры в спорангии не развиваются. “Листья” расположены трех- или двухрядно на “стебле”, часто имеют сложное анатомическое строение, в том числе жилку, не бывают отдельными или лопастными. Амфигастрии отсутствуют. Протонема в виде длинной разветвленной нити, редко пластинчатая. Известно (по разным подсчетам) от 14,5 до 18 тысяч видов современных мхов.

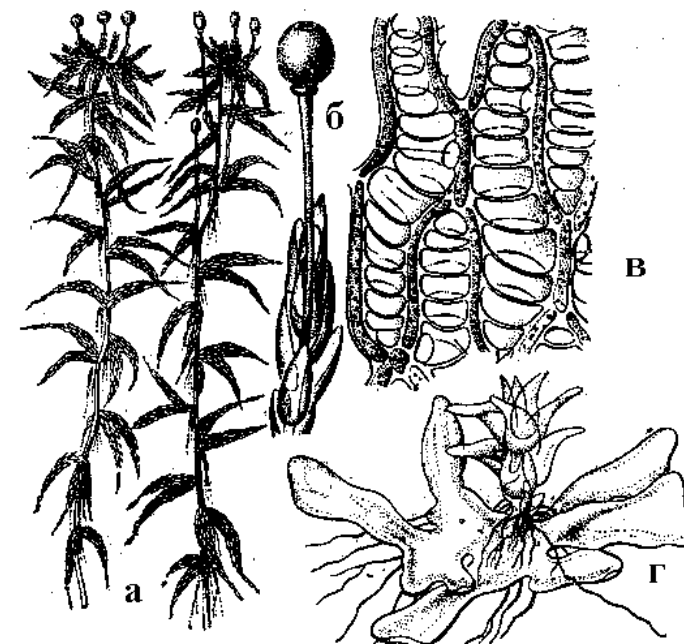


Рис.54. Сфагновые мхи: а - общий облик растений; б - веточка со спорофитом; в - водоносные и хлорофиллоносные клетки веточного “листа”; г - протонема и молодой гаметофит.

SUBCLASSIS SPHAGNIDAE

Растения крупные, беловато-зеленые, бурые или красноватые. Типичные болотные мхи, обычно образующие подушковидные дерновин-

ки. “Стебель” ветвящийся пучками, вверх с более короткими ветвями, собранными в головку. Ризоиды отсутствуют. “Листья” состоят из клеток двоякого рода: крупных, бесцветных, лишенных содержимого (водоносные клетки) и узких, длинных, зеленых (хлорофиллоносные клетки). Спорофит на ложной ножке, шаровидный, темно-бурый, с недоразвитыми устьицами, без перстома, с крышечкой. Колпачок недоразвитый. Споровый слой в виде свода покрывает колонку.

Ordo Protosphagnales

Примитивный, вымерший порядок. Разделения на “стеблевые” и веточные “листья” не наблюдается. В “листья” имеется средняя жилка. В порядок входят несколько родов.

Protosphagnum nervatum (Протосфагнум жилковый). Представитель вымершего рода. Встречался в перми в Западной Сибири.

Ordo Sphagnales

Современный порядок. “Листья” дифференцированы на “стеблевые” и веточные, без средней жилки. Известно единственное семейство и род, в составе которых описано более 300 видов сфагновых мхов, распространенных по всему земному шару, из них 43 встречаются в пределах России.

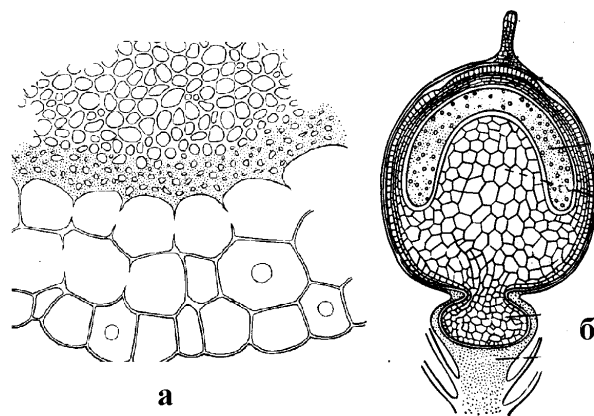


Рис.55. Сфагновые мхи: а - часть поперечного среза “стебля” гаметофита (центральная часть - сердцевина или основная ткань, в середине - кора или древесинный цилиндр. самая наружная часть - гиалодерма); б - строение спорогона.

Familia Sphagnaceae

Subfamilia (Sectio) Sphagnum

Веточные “листья” крупные, сильно вогнутые, плотно прилегают друг к другу, по этой причине ветви растения кажутся вздуто “облиственными”. Клетки гиалодермиса со спиральными волокнами и порами.

Sphagnum magellanicum (Сфагнум магелланский). Довольно распространенный в лесной полосе Евразии торфообразующий мох. Проникает в арктическую и высокогорную тундры. Встречается также в умеренной полосе Северной Америки, а также в Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии и Азорских островах. Образует дерновинки красноватого, пурпурно-фиолетового, желтоватого или сизо-зеленого цвета высотой от 5 до 30 см. Произрастает предпочтительно на верховых болотах, иногда в других местообитаниях с избыточным увлажнением.

Subfamilia (Sectio) Squarrosa

Веточные “листья” с более или менее оттопыренно отогнутыми верхушками. “Стеблевые” “листья” языковидные, узко окаймленные. Клетки гиалодермиса без спиральных волокон, с порами или без них.

Sphagnum squarrosum (Сфагнум оттопыренный). Довольно распространенный бореальный вид северного полушария. Произрастает в тенистых сырых и заболоченных лесах, на кустарниковых и ключевых болотах, по зарастающим озерам и старицам. Теневынослив. Образует светло- или темно-зеленые, иногда сизоватые или буроватые дерновинки.

Subfamilia (Sectio) Cuspidata

Веточные “листья” более или менее прилегающие, имеют узко усеченные или мелкозубчатые верхушки. Хлорофиллоносные клетки на поперечном срезе - треугольные или трапециевидные, открытые широкой стороной на внешнюю поверхность “листа”. Ветви по 3-6 в пучке. Клетки гиалодермиса без спиральных волокон, с порами или без них. Растения не бывают красных тонов. В России произрастает 13 видов, принадлежащих этому подсемейству.

Sphagnum balticum (Сфагнум балтийский). Образует рыхлые, мягкие дерновинки, окрашенные в желтоватый, бурый или бледно-зеленый цвета. Распространен в арктической и умеренной зонах северного полушария. В Сибири относительно редок. Произрастает в мочажинах на верховых и переходных болотах в зарослях кустарников в высокогорьях, в тундрах, бывает доминантом в сфагновых сосняках.

Subfamilia (Sectio) Acutifolia

Веточные “листья” более или менее прилегающие, имеют узкоусеченные или мелкозубчатые верхушки. Хлорофиллоносные клетки на поперечном срезе - треугольные или трапециевидные, открытые широкой стороной на внутреннюю поверхность “листа”. Ветви по 3-6 в пучке. Клетки гиалодермиса без спиральных волокон, с порами или без них. Растения большей частью красноватые или ржаво-бурые до зеленых. В России произрастает 12 видов, принадлежащих этому подсемейству.

Sphagnum fuscum (Сфагнум бурый). Образует плотные, подушковидные дерновинки ржаво-бурого или зеленого цвета. Относительно распространенный вид умеренной зоны северного полушария. Произрастает на верховых болотах, зыбких участках зарастающих озер, зарослях субальпийских кустарников, в кочкарных тундрах.

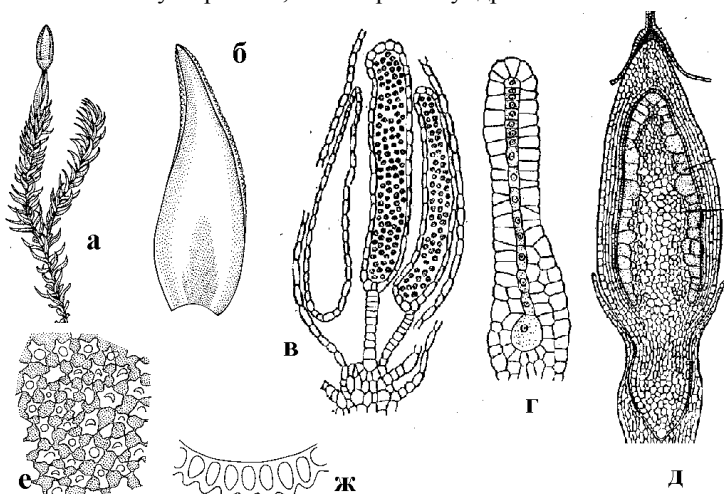


Рис.56. *Andreaea rupestris*: а - общий облик; б - “лист”; в - антеридии; г - архегоний; д - строение спорофита на продольном срезе; е - клетки в верхней части “листа”; ж - часть поперечного среза “листа”;

SUBCLASSIS ANDREAEIDAE

Мелкие скальные мхи, образующие подушечки. Окрашены в цвета от красно-бурого до почти черного. “Листья” без жилки или с жилкой из однородных зеленых клеток. Спорофит на ложной ножке, имеет удлиненно-яйцевидную форму, раскрывается четырьмя-восемью продольными щелями, без перистомы, без устьиц. Колпачок конусовидно-

шапочковидный, лопастной, небольшой. Споровый слой покрывает верхнюю часть колонки. В составе подкласса единственные порядок и семейство и два рода.

Ordo Andreaeales

Familia Andreaeaceae

Andreaea rupestris (Андрея скальная). Один из самых распространенных видов рода. Встречается на всех континентах. Проникает в арктическую и антарктическую зоны. Произрастает на безызвестковых каменных субстратах. Мелкое растение, имеющее “стебель” 1-2 см высоты. “Листья” без жилки.

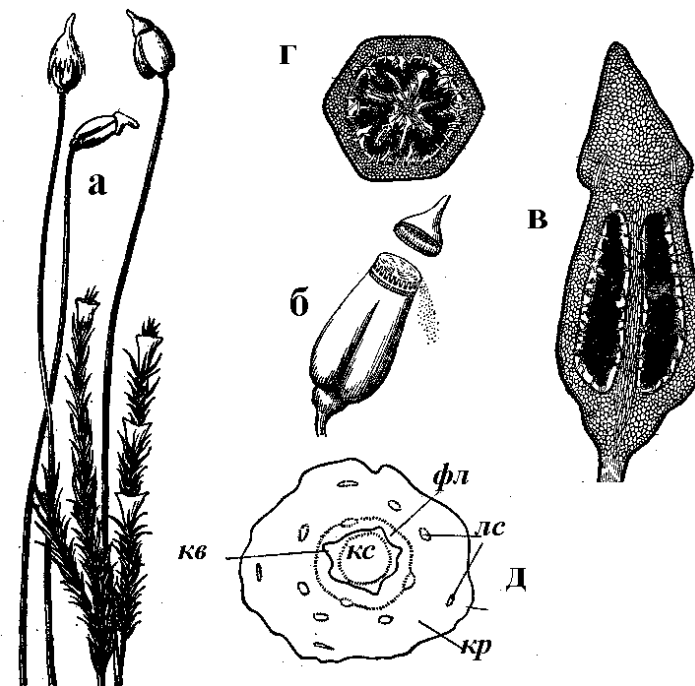


Рис.57. *Polytrichum commune*: а - растения со спорофитами и антеридиальными; б - раскрывшаяся коробочка (видна эпифрагма); в - строение коробочки на продольном срезе; г - то же на поперечном срезе; д - поперечный срез “стебля” (кс - ксилема, фл - флоэма, кв - крахмалоносное влагище, кр - кора, лс - листовые следы).

SUBCLASSIS BRYIDAE

Растения различного облика. Спорофит на собственной ножке, рано выступает из гаметангия и несет в верхней части развитый колпачок - остаток брюшка архегония. "Листья" с жилкой или без нее, разной формы и анатомического строения. Спороангий довольно сложный устроен: коробочка имеет перистом - особое образование, способствующее рассеиванию спор в благоприятные периоды в течение длительного времени. Споровый слой пронизан колонкой и окружен воздушной прослойкой. Очень полиморфный подкласс, включающий много различных порядков, около 85 семейств, 700 родов и 14000 видов.

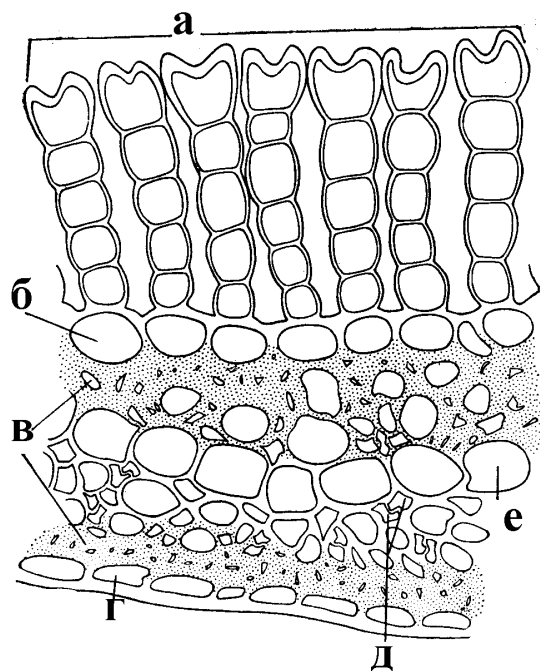


Рис.58. Часть поперечного среза через "лист" кукушкиного льна: а - ассимиляционные пластинки; б - брюшные клетки; в - стереиды; г - спинные клетки; д - гидроиды; е - указатели.

Ordo Tetraphidales

Перистом простой из четырех массивных конических зубцов. Спорогон верхушечный, прямостоячий, правильный. Протонема остающаяся. Изолированный в таксономическом отношении порядок, включающий единственное семейство и два рода.

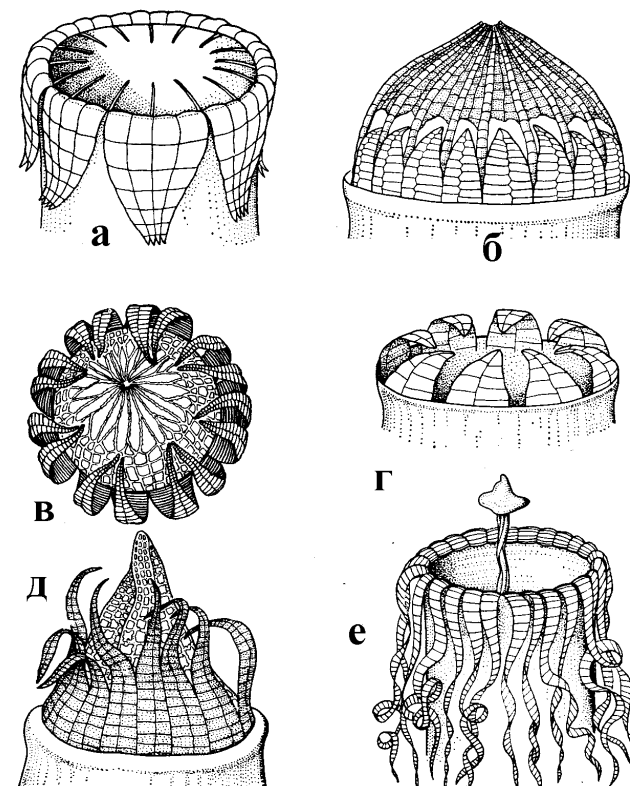


Рис.59. Строение перистома у различных бриевых мхов: а - *Ulota* (Ortotrichales); б - *Cinclidium* (Bryales); в - *Timmia*; г - *Octoblepharum*; д - *Fontinalis* (Leucodontales); е - *Tayloria* (Funariales).

Familia Tetraphidaceae

Tetraphis pellucida (Тетрафис прозрачный). Самый распространенный вид порядка, принадлежащий двухвидовому роду. Образует мягкие, плотные, светло-зеленые дерновинки, переплетенные густым ризоидным

войлоком. “Стебель” 0.5-3 см высотой. На верхушках стерильных “побегов” образуются выводковые тельца в клубковидных обертках. Распространен в умеренной полосе северного полушария. Произрастает в лесах на гнилой древесине.

Ordo Polytrichales

Многолетние крупные мхи. “Стебли” и “листья” сложно дифференцированы. В “листьях” присутствует жилка, развиты ассимиляционные пластинки. В “стеблях” имеются проводящие пучки. Верхоплодные. Коробочка прямостоячая или наклоненная. Перистом простой. Зубцы массивные, языковидные, в числе 16-32-64, вверху соединенные эпифрагмой. В порядок включаются два семейства.

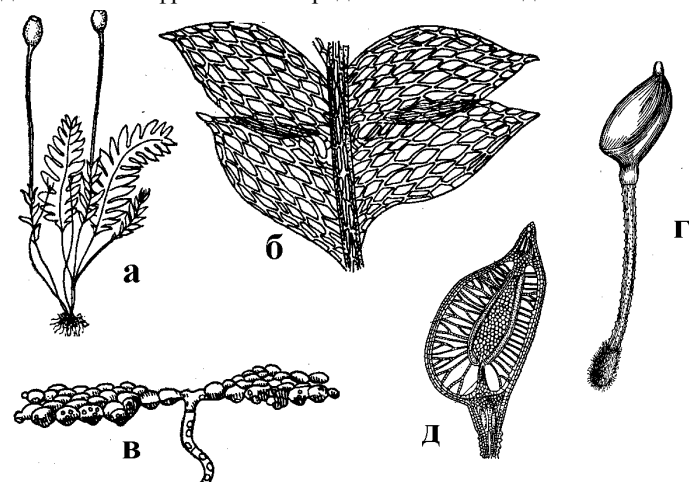


Рис.60. *Schistostega pennata*: а - общий вид; б - клеточное строение “листьев”; в - протонема; *Buxbaumia aphylla*: г - общий вид; д - строение спорофита на продольном срезе.

Familia Polytrichaceae

Таксономически крупное семейство, представленное по всему земному шару, но преобладающее в умеренных и холодных областях. Охватывает 14 родов и свыше 350 видов.

Genus *Polytrichum* (Кукушкин лен). Крупные, грубые, жесткие растения, образующие зеленые, сизовато- или буровато-зеленые дерновинки. На верхней (брюшной) поверхности “листьев” образуются многочисленные ассимиляционные пластинки, увеличивающие площадь поверхности. Пластинки представляют собой вертикальные (относительно

поверхности “листа”) выросты, располагающиеся параллельными рядами вдоль средней жилки. Наиболее распространенный вид - *P. commune* (Кукушкин лен обыкновенный) встречается по всему земному шару, кроме Антарктиды. Произрастает на сырой почве в тенистых лесах, на болотах, лугах, тундрах.

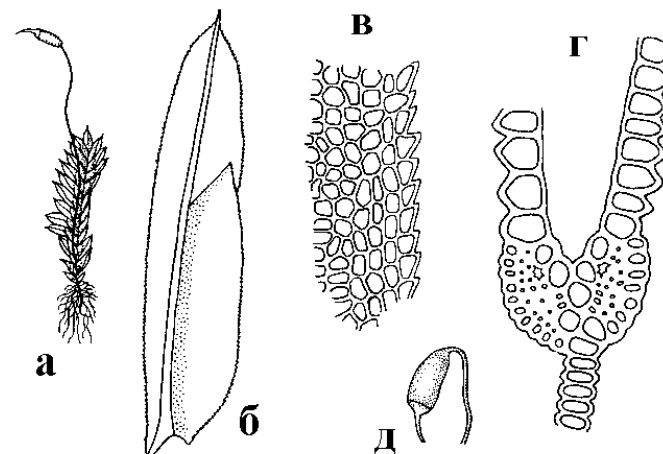


Рис.61. *Fissidens taxifolius*: а - общий вид; б - “лист” (вид сбоку); в - клеточное строение верхней части края “листа”; г - поперечный срез через влагалищную часть “листа”; д - закрытая коробочка.

Ordo Buxbaumiales

Гаметофит слабо развит, представлен в основном протонемой. Спорогон относительно крупный, с дорзивентральной коробочкой. Перистом двойной. Мелкие лесные мхи с однолетним циклом развития. В порядке одно семейство, один род, включающий 6 видов.

Familia Buxbamiaceae

Buxbaumia aphylla (Буксбаумия безлистная). Самый распространенный вид порядка. Встречается в северном полушарии, проникая в Арктику, а также в Новой Зеландии. Произрастает на незадернованной почве в хвойных и лиственных лесах. Предпочитает освещенные, сухие места. Ножка спорофита может достигать 2 см высоты.

Ordo Schistostegales

Однолетние, мелкие, мягкие растения. Протонема пластинчатая, долгоживущая. “Листья” двурядные, продольно прикрепляющиеся.

Ножка спорогона мягкая и сочная. Перистом отсутствует. В порядке единственные семейство, род и вид.

Familia Schistostegaceae

Schistostega pennata (Схистостег перистая). Крошечный мох, имеющий простой неветвящийся “стебель” до 1 см высотой, образующий рыхлые светло-зеленые или сизоватые дерновинки. Протонема долго сохраняющаяся. Редкий мох, встречающийся в тепло-умеренной полосе северного полушария. Известны единичные находки в Южной Сибири. Произрастает в расщелинах тенистых скал, в затемненных местах на почве, пещерах, дуплах деревьев.

Ordo Fissidentales

Спорогоны верхушечные или боковые. Перистом простой, с 16 зубцами сверху 2(3)-расщепленными. “Листья” двурядные, с влагалищной пластинкой и крыловидным выростом на спинной стороне. В составе порядка единственное семейство с четырьмя-шестью родами, из которых самый крупный - *Fissidens* - насчитывает до 700 видов, распространенных в основном в тропических странах.

Familia Fissidentaceae

Genus *Fissidens* (Фиссиденс). Распространен в тропиках, реже в умеренных зонах. В России встречается около 15 видов. Преимущественно это мелкие, наземные, скальные, редко водные мхи. В Сибири чаще других встречаются *F. adianthoides* (Ф.адиантовый) и *F. osmundoides* (Ф.осмундовый). Первый вид - довольно крупный: “стебель” достигает 5-15 см в высоту, а “листья” - до 3 мм длины. Другой вид - мелкий: “стебель” до 3 см в высоту, а “листья” - до 1,7 мм длиной. Оба вида проникают в арктическую зону. Очень редким в Сибири реликтом является *F. taxifolius* (Ф.тисолистный). Собран дважды в сообществах черневой тайги: Б.А.Келлером в 1910 г. на Алтае (Змеиногорск) и А.Н.Васильевым (1973) в Кузнецком Алатау.

Ordo Ortotrichales

Коробочка погружена в перихеций или на ножке. Перистом членистый, двойной, реже простой. Наружный перистом из 8 или 16 парных, широких и коротких папиллозных зубцов, внутренний из такого же количества нитевидных выростов. “Листья” с жилкой, при высыхании курчавые. В составе единственное семейство, 14 родов и около 1000 видов. Являются эпифитами или наскальными мхами, образующими дерновинки.

Familia Ortotrichaceae

Genus *Orthotrichum* (Ортотрихум). В составе этого рода около 200 видов, которые распространены большей частью в умеренной зоне, а в тропиках почти не встречаются. Для представителей рода характерно наличие крупного конусовидного колпачка, отсутствие на “стебле” выводовых тел, килеватые “листья” с отогнутыми или отвороченными краями. Вид *O. obtusifolium* (Ортотрихум туполистный) - один из самых распространенных в Сибири видов, имеющий туповатые “листья”, иногда обильно покрытые выводковыми тельцами. Ареал вида охватывает умеренную зону северного полушария, заходящий в Арктику. Произрастает исключительно на коре деревьев. Чаще всего на тополе и осине, реже на березе, иве, ольхе и др.

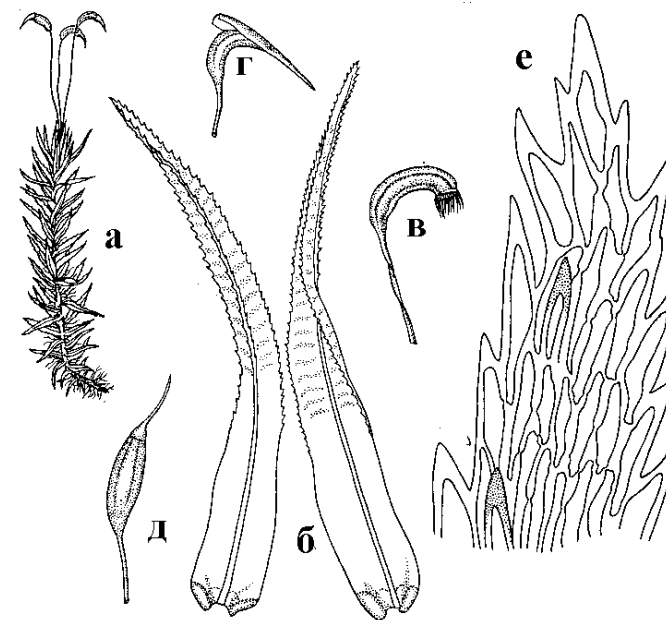


Рис.62. *Dicranum polysetum*: а - общий вид; б - “листья”; в - открытая коробочка; г - коробочка, закрытая колпачком; д - закрытая коробочка без колпачка; е - клеточное строение верхушки “листа”.

Ordo Dicranales

Коробочка удлинённая, чаще согнутая. Перистом простой, членистый, с 16 зубцами, цельными или расщепленными. “Листья”

почти всегда с жилкой, узкие, от шиловидных до широколанцетных; клетки “листьев” квадратные до прямоугольных, в углах основания “листа” - другой формы. В порядке 8 семейств, 86 родов и около 1500 видов. Большинство это напочвенные, иногда скальные или эпифитные мхи.

Familia Ditrichaceae

“Стебель” прямостоячий, в основании с ризоидами. “Листья” от ланцетных до удлинённо-шиловидных с расширенным основанием. Жилка хорошо выраженная. Коробочка прямостоячая. Зубцы перистомы расщепленные до основания на два длинных, шиловидных или нитевидных зубчика или доли, часто соединённых перемычками. В семействе 17 родов.

Ceratodon purpureus (Цератодон пурпуровый). В России встречается единственный вид рода. Один из самых полиморфных и распространённых видов мхов на планете. Зарегистрирован на всех континентах, во всех климатических зонах, в самых различных местообитаниях. Часто поселяется и в антропогенных местообитаниях, рядом с человеком. Может произрастать на почве, скалах, валунах, стенах и крышах зданий, на гниющей древесине, разлагающихся животных остатках, на пожарищах, в тундрах, на песчаных наносах в поймах рек, на высокогорных лугах. Наиболее любопытными были факты произрастания Цератодона в общественном транспорте: в основании оконных стекол внутри автобусов. Это такие участки, где скапливается грязь, вполне достаточно света и тепла. По этой причине, если машина на ходу, мох может проявлять жизнедеятельность круглый год. Подобные явления наблюдались трижды в течение 1990-х годов в г.Красноярске.

Familia Dicranaceae

“Стебли” прямостоячие, простые или ветвистые. “Листья” многогранные, часто обращённые в одну сторону; чаще яйцевидно-линейно-ланцетные, шиловидно заострённые (редко туповатые). Коробочка удлинённая и согнутая, на ножке. Зубцы перистомы красноватые, сверху бледные, более или менее расщепленные на два или три зубчика. В семействе около 50 родов.

Genus *Dicranum* (Дикранум). Род, насчитывающий свыше 50 видов. Как правило, это напочвенные мхи, играющие роль в экосистемах тундр, болот и хвойных лесов. В основном их распространение ограничено холодной и умеренной зонами Голарктики. Это крупные или мелкие мхи, образующие плотные или рыхлые дерновинки. “Листья” серповидно изогнутые. Клетки в углах основания “листа” отличаются по размерам, форме и цвету от остальных. Наиболее распространёнными ви-

дами являются: *Dicranum polysetum* (Дикранум многоножковый) и *Dicranum scorarium* (Дикранум метловидный). Оба вида имеют распространение в умеренной и арктической зонах северного полушария. Произрастают в лесах, на болотах, в поймах, на скалах, поселяются на почве или гнилой древесине. Это довольно крупные мхи, достигающие размеров 15 см в высоту. Различаются они морфологией “листьев”: у *D.polysetum* они поперечно-волнистые, а у *D.scorarium* - почти гладкие. Другое различие в том, что у первого вида в перистоме расположено несколько спорофитов, а у второго вида - всегда один.

Ordo Pottiales

Коробочка прямостоячая, правильная. Перистом простой, членистый, с 16 зубцами, часто папиллозными, иногда отсутствует. “Листья” с жилкой. Клетки основания “листа” отличаются по форме от других клеток. В порядке 4 семейства и свыше 70 родов. Представители порядка распространены преимущественно в областях с засушливым климатом. Произрастают на почве и скалах. Это много-, дву- и однолетние мхи, образующие дерновинки. Очень хорошо представлено вегетативное размножение: выводковыми тельцами, а также выводковыми и ломкими “листьями”.

Familia Pottiaceae

В России распространено, главным образом, только это семейство. В целом оно включает 17 родов и свыше 350 видов. Другое, относительно малочисленное, семейство - *Cinclidotaceae* - представлено водными мхами.

Genus *Tortula* (Тортула). Крупный род, охватывающий свыше 200 видов, распространённых в засушливых областях умеренной зоны. “Листья” без ассимиляционных выростов, окаймленные однослойным желтоватым рядом. Жилка мощная, часто выступает из верхушки “листа” как остроконечие или волосок. Одной из самых распространённых Тортул является *T.ruralis* (Т.полевая). Ареал ее охватывает все континенты, кроме Антарктиды. Произрастает на сухих скалах, в тундрах, арктических пустынях, на остепнённых сухих склонах, на песчаной почве. Очень полиморфный вид, отличающийся от других следующей особенностью: при увлажнении сухих растений их “листья” быстро отгибаются и становятся оттопыренными или отогнутыми назад. Среди тортул есть вид, способный произрастать в пустынях на барханах - *T.desertorum* (Т.пустынная). Встречается на юге Европы, Кавказе, в Средней Азии и Северной Африке.

Ordo Grimmiales

Коробочка правильная, часто наклоненная. Перистом простой, членистый, с 16 зубцами, часто расщепленными. “Листья” ланцетные с жилкой и бесцветным волоском на верхушке. Растения темноокрашенные (до почти черных) или седоватые. Многолетние мхи, образующие плотные дерновинки и подушечки. В порядке известно несколько сотен видов. Для России приводятся два семейства и около 12 родов данного порядка. Приурочены почти исключительно к каменным субстратам. Встречаются на всех континентах, но в тропиках - только в горах.

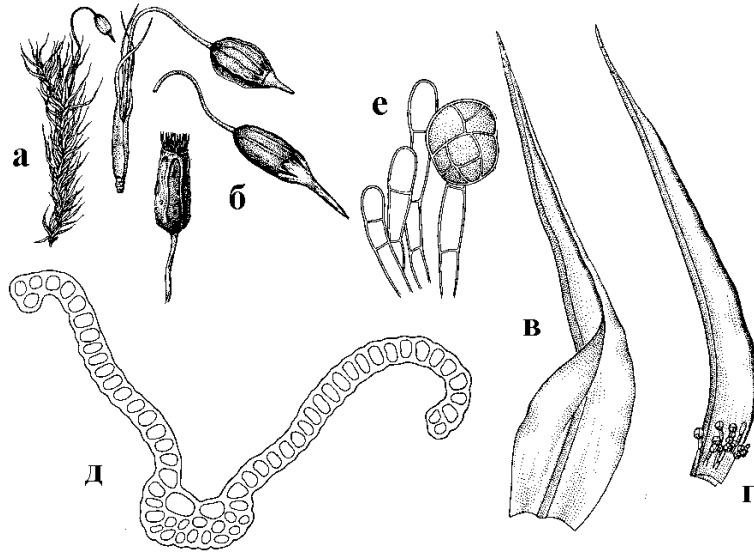


Рис.63. *Grimmia trichophylla*: а - общий вид; б - коробочка (на разных стадиях созревания); в - “лист”; г - “лист” с выводковыми телами; д - клеточное строение на поперечном срезе “листа”; е - выводковые тела.

Familia Grimmiaceae

Семейство охватывает свыше десяти родов. Одним из наиболее богато представленных является *Grimmia*. Только в России встречается около 30 видов рода. Напротив, другие представители семейства представлены достаточно бедно: это, большей частью, монотипные или олиготипные роды.

Genus *Grimmia* (Гриммия). Охватывает свыше 200 видов. Встречаются во всех зонах планеты, в тропиках - исключительно в горах. Часто гриммии являются пионерами растительности на камнях и скалах, способствуют выветриванию горных пород и заселению их другими растениями и животными. Для многих видов характерна строгая приуроченность к силикатным или известковым породам, и они крайне требовательны в отношении химического состава субстрата. Дерновинки гриммий кажутся серо-зелеными или сизоватыми от бесцветных волосков, которые представляют собой центральную жилку, выходящую из верхушки “листа”. К числу достаточно распространенных видов можно отнести *G. ovalis* (Гриммия овальная). Он зарегистрирован на всех континентах, кроме Антарктиды, обычен в арктической зоне. Наоборот, *Grimmia cavifolia* (Гриммия вогнутолистная) является одной из самых редких, и, может быть, исчезла. Вид был описан в конце XIX века С.О.Линдбергом и Г.В.Арнеллем по коллекции, собранной в окрестностях г.Красноярска. С тех пор Гриммию вогнутолистную никто более не собирал.

К числу достаточно редких видов семейства относится *Jaffuelobryum latifolium* (Жаффюелиобриум широколистный). Он же единственный вид рода. Распространен на юге Сибири, в Центральной и Восточной Азии и на Аляске. Предпочитает освещенные, сухие, известняковые скалы. В окрестностях г.Красноярска встречается в заповеднике “Столбы”. Характеризуется почти округлыми, нескладчатыми “листьями”, внезапно переходящими в длинный волосковидный кончик. Другой вид и род, еще более редкий - *Indusiella thianschanica* (Индузиелла тьяншанская), занесен в “Красную книгу” России. Распространение вида разорвано на отдельные фрагменты: Кавказ, Средняя Азия, Саяны, Дальний Восток. Местообитания такие же, как у Жаффюелиобриума. “Листья” Индузиеллы в средней и верхней частях почти свернуты в трубку или спирально внутрь.

Ordo Funariales

Однолетние или двулетние мхи, обитающие на почве или органическом субстрате. “Листья” обычно на верхушке розетковидно собранные. Клеточная сеть “листа” очень рыхлая. Перистом членистый двойной, простой или отсутствует. В составе порядка 6 семейств, 26 родов, свыше 300 видов.

Familia Funariaceae

Центральное семейство порядка. Включает 9 родов и около 250 видов, встречающихся на всех континентах, главным образом на влажной

почве равнин. Растения низкие, бледно-зеленые, образуют рыхлые дерновинки на почве или растут группами.

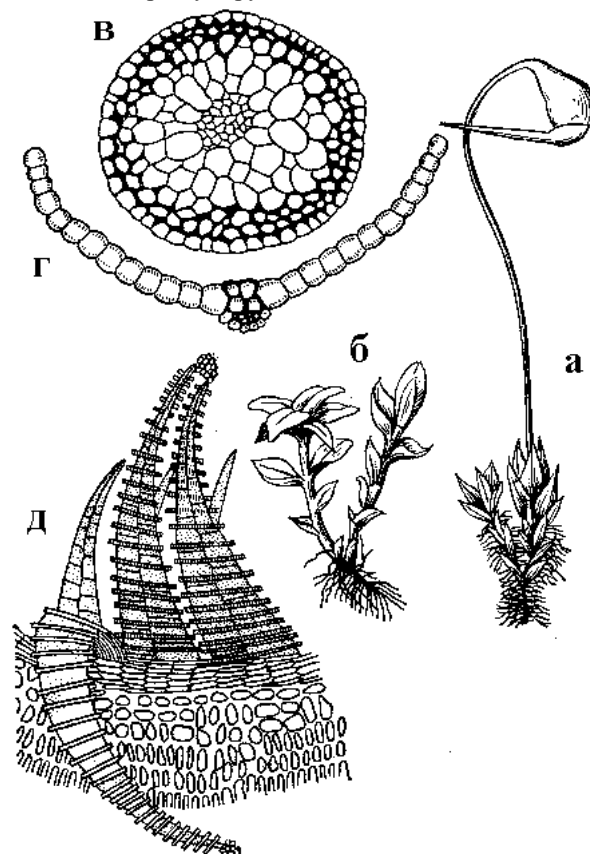


Рис.64. *Funaria hygrometrica*: а - общий вид спороносящего растения; б - стерильные гаметофиты; в - поперечный разрез "стебля"; г - поперечный разрез "листа"; д - участок верхней части коробочки с перистомом.

Funaria hygrometrica (Фунария гигрометрическая). Представляет самый крупный род (около 200 видов) семейства. Фунария гигрометрическая - самый распространенный вид порядка. Ареал ее охватывает все континенты, кроме Антарктиды. Встречается во всех климатических зонах. Это типичный нитрофил, поселяющийся на пожарищах, вблизи жилья, на стенах зданий, обнаженной почве полей и лугов, в тундрах, на скалах. Видовое название обусловлено гигроскопичностью ножки спорофита:

во влажных условиях она скручивается спирально, в сухих - распрямляется.

Familia Splachnaceae

В семействе 8 родов и около 100 видов. Распространены в холодной, умеренной и теплой зонах. Поселяются на гнилых органических остатках растительного и животного происхождения, часто на экскрементах. Образуют довольно плотные дерновинки, переплетенные ризоидным войлоком. Самыми необычными являются представители рода *Splachnum* (Сплахнум). Благодаря особому строению коробочки (гипофиза очень широкая, сильно вздутая) и ее яркой расцветке, они больше напоминают грибы. Виды *Splachnum luteum* (Сплахнум желтый) и *Splachnum rubrum* (Сплахнум красный), хорошо различающиеся цветом гипофиза коробочек, поселяются на разложившихся экскрементах крупного рогатого скота или на болотах. Кроме рода *Splachnum*, достаточно распространенными являются *Tetraplodon* (Тетраплодон) и *Tayloria* (Тайлория). Среди перечисленных родов есть виды, специализирующиеся на экскрементах северного оленя, леммингов, птиц, хищных животных, коров, трупах мелких животных и северного оленя.

Ordo Bryales

Многолетние мхи разнообразного облика: от мелких - нескольких миллиметров в высоту до довольно крупных, достигающих 30 см. Коробочка наклоненная или повислая, на длинной ножке. Перистом двойной, из 16 зубцов. Многообразны по типам вегетативного размножения. "Листья" с жилкой. Порядок охватывает 16 семейств, 62 рода и около 2000 видов. Преимущественно это лесные и болотные, напочвенные, реже скальные мхи северного полушария. В южном полушарии довольно разнообразны эпифиты.

Familia Bryaceae

Наиболее богатое видами семейство, объединяющее 17 родов и около 1300 видов. Хорошо представлено на всех континентах. Это многолетние напочвенные мхи, образующие дерновинки или группы. "Стебель" прямостоячий или восходящий. "Листья" многорядные, увеличивающиеся в размерах к верхушке "побега", где скучены, собраны в хохолок или розетку. Жилка хорошо развита, достигает верхушки "листа" или выходит из нее. Ножка спорофита сверху более или менее согнутая. Коробочка от прямостоячей до повислой, правильная или неправильная, различной формы.

Genus *Bryum* (Бриум). Самый крупный род семейства, включающий около 800 видов. В России встречается около 80 видов. Характер-

ные особенности: “листья” окаймленные, темно- или желто-зеленые, с выступающей жилкой, на верхушке “побега” собраны в хохолок или равномерно распределены. Клетки “листа” толстостенные, ширококоробчатые. Среди бриумов встречаются повсеместно распространенные виды, имеющие широкую экологическую амплитуду. Например, *Bryum argenteum* (Бриум серебристый), который своим ареалом охватывает все континенты Земли, произрастает как в естественных (обнажения почвы, берега рек, тундры, скалы), так и в антропогенных местообитаниях (стены и крыши зданий, обочины дорог и троп и др.). Имеет беловатые, а в сухом состоянии - серебристые “листья”. Другой вид - *Bryum bimum* (Бриум двулетний) - встречается также на всех континентах, включая Антарктиду, но более редок и предпочитает ненарушенные местообитания. Поселяется на заболоченных лугах, торфяниках, в расщелинах известняковых скал.

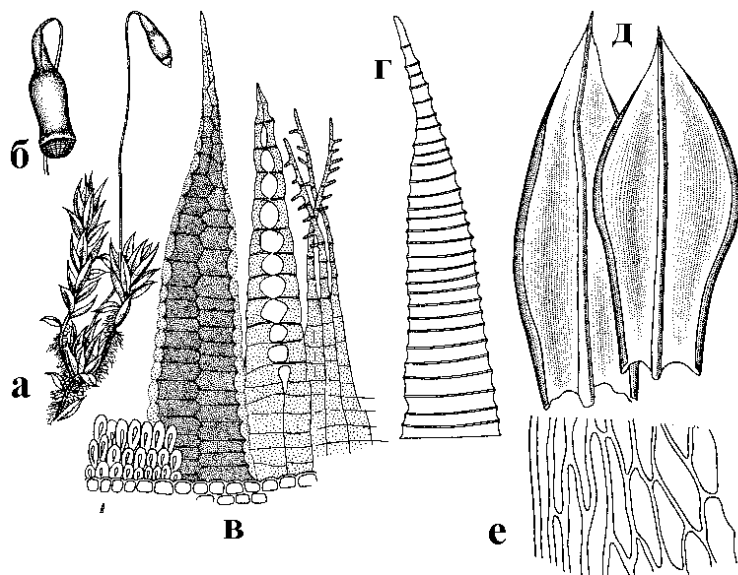


Рис.65. *Bryum bimum*: а - общий вид; б - раскрытая коробочка; в - часть перистоста; г - зубец наружного перистоста с внутренней стороны; д - “листья”; е - клетки края верхней части “листа”.

Некоторые сибирские виды бриумов являются чрезвычайно редкими и известны из единичных местонахождений: *Bryum planiusculum* (Бриум плосковатый) - описан в конце XIX века с р.Подкаменной Тунгуски С.О.Линдбергом и Г.В.Арнеллем; *Bryum sibiricum* (Бриум сибир-

ский) описан этими же авторами с Енисея выше устья р.Нижней Тунгуски; *Bryum altaicum* (Бриум алтайский) описан в начале XX века с Алтая В.Ф.Бротерусом. Убедительных данных о повторных находках этих видов пока нет (Игнатов, Афонина, 1992).

Rhodobryum gosseum (Родобриум розетковидный). Единственный широко распространенный в умеренной зоне вид, принадлежащий тропическому роду. Ареал охватывает северное полушарие. Проникает в арктическую зону. Произрастает на сырой почве в лесах, зарослях кустарников, по берегам рек, у подножия скал. Характерной особенностью вида, в отличие от бриумов, является то, что “листья” собраны на верхушке “побега” розеткой, напоминающей розу. Благодаря этой особенности растение и получило родовое название, состоящее из двух слов “роза” + “мох”. Это довольно крупное растение, достигающее 5-10 см высоты и до 2 см в диаметре - розетки “листьев”.

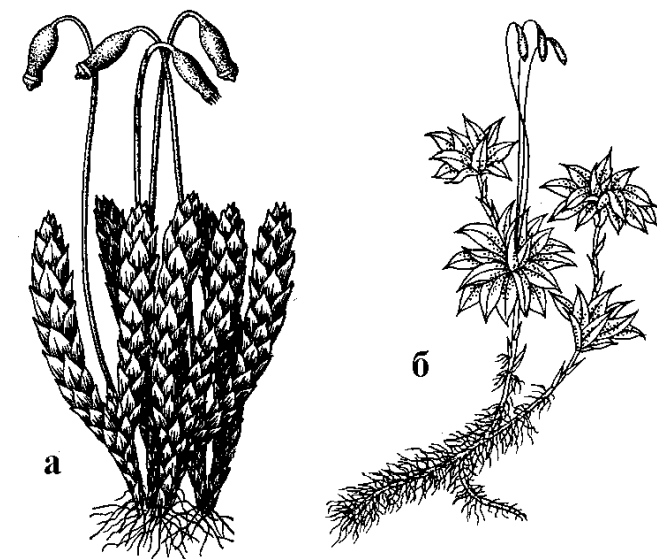


Рис.66. Представители семейства бриевых: а - *Bryum argenteum*; б - *Rhodobryum gosseum*.

Familia Mniaceae

Охватывает более 10 родов, приуроченных к лесным и горным регионам северного полушария. Мхи относительно крупных размеров, образующие рыхлые дерновинки. “Стебель” обычно прямостоячий.

“Листья” на верхушке “побега” крупнее, скучены в розетки, нижние - мелкие, отличаются также формой. Жилка мощная: доходит до верхушки “листа” или исчезает немного раньше. Коробочка наклоненная или повислая, редко горизонтальная или прямостоячая, различной формы. Многие представители произрастают в лесах, иногда на сырых, заболоченных участках.

Genus *Mnium* (Мниум). Наиболее крупный и широко распространенный в семействе род, охватывающий около 80 видов. Растения с темно-, светло-, буровато-зелеными дерновинками. “Стебель” покрыт густым ризоидным войлоком, в основании часто с развитыми “побегами”, прямостоячими или лежащими, укореняющимися. “Листья” по краю обычно окаймленные, зубчатые или цельнокрайние. Перистом двойной: наружный и внутренний одинаковой длины. В недавнее время финским ботаником Т.Копоненом Мниум разделен на несколько более мелких, но естественных родов. К *Mnium* в узком смысле относятся растения, имеющие зубчатые по краю “листья”, как правило окаймленные. Одним из наиболее широко распространенных видов является *Mnium stellare* (Мниум звездчатый). Встречается на лесной сырой почве, по берегам рек, на скалах, гниющих стволах деревьев. Ареал охватывает умеренную зону северного полушария. Неокаймленные серповидные “листья” характерны для рода *Trachycystis* (Трахистистис). В Сибири встречается один вид - *T.ussuriensis* (Т.уссурийский). Это довольно редкий реликт, имеющий разорванные фрагменты ареала на Кавказе, в Южной Сибири и на Дальнем Востоке. Для рода *Rhizomnium* (Ризомниум) характерно наличие на “листьях” хорошо выраженной каймы и их цельнокрайности. Дерновинки темно- или черновато-зеленые. В роде *Plagiomnium* (Плагномниум), похожем на предыдущий, несколько менее выражена кайма “листьев”, часто по краю зубчатых. Очень распространен в умеренной полосе Голарктики вид *Plagiomnium cuspidatum* (Плагномниум остроколючный). Произрастает на сырой лесной почве, основаниях стволов деревьев, колоднике, на валунах и скалах.

Familia Aulacomniaceae

В этом семействе всего два рода, причем один распространен в южном, а другой - в северном полушариях.

Genus *Aulacomnium* (Аулакомниум). Представители этого рода играют большую роль в растительном покрове болот лесной и тундровой зон. Образуют плотные или рыхлые дерновинки. Растения покрыты густым ризоидным войлоком. “Стебель” густо облиственный, пятиугольный, имеет центральный пучок. Вид *Aulacomnium palustre* (Аулакомниум болотный) произрастает на болотах и в других заболоченных место-

обитаниях (лесных, горных, арктических и др.) на всех континентах, кроме Антарктиды. Другой вид - *A.turgidum* (А.вздутый) - имеет более ограниченный (голарктический) ареал и тяготеет к горным и высокоширотным заболоченным или достаточно сырым участкам.

Familia Meesiaceae

Большей частью голарктическое семейство, представители которого - типичные гигрофильные роды - являются торфообразователями на низинных болотах. Образуют стройные, высокие, неблестящие, густые дерновинки, имеющие сверху желто-буро-зеленый, а внутри - ржаво-бурый или черный цвета. “Стебель” прямостоячий, 3-8-рядно “облиственный”, густо покрыт ризоидным войлоком.

Genus *Meesia* (Меезия). Характерные особенности - прямо отстоящие или оттопыренные “листья” с гладкими (без папилл) клетками; наружный перистом более короткий, чем внутренний. В России встречаются четыре вида. Наиболее часто встречается *M.triquetra* (М.трехгранная). Произрастает на различных типах болот в северном полушарии.

Ordo Leucodontales

Порядок выделен в недавнее время из состава более крупного искусственного *Isobryales*. Это скальные, напочвенные, водные и эпифитные мхи. Размеры - от мелких, до довольно крупных. Образуют рыхлые или подушковидные дерновинки, свисающие с деревьев или камней, иногда плавающие в воде виде сляпины. Первичный “стебель” обычно ползучий, вторичный - прямой, восходящий или свисающий, разветвленный различным образом: кустисто, древовидно, перисто, радиально или в одной плоскости. Спорогоны часто боковые. Перистом двойной, простой или отсутствует. Колпачок относительно небольших размеров. В России встречаются представители 8 семейств из состава данного порядка.

Familia Leucodontaceae

Преимущественно крупные, жесткие, эпифитные и скальные мхи. Первичный “стебель” ползучий, разветвленный, с ризоидами. Вторичные “стебли” многочисленные, густо всесторонне “облиственные”, простые или разветвленные. “Листья” яйцевидные или ланцетные, низбегающие, вогнутые, продольно складчатые, обычно цельнокрайние. Жилка простая или двойная, в редких случаях отсутствует. Из семи родов, входящих в семейство, в России представлены три.

Leucodon sciuroides (Левкодон беличий). Единственный вид рода и семейства, встречающийся в Сибири. Приурочен к южной части регио-

на. В пределах Голарктики тяготеет к умеренной и теплой зонам. Поселяется на стволах деревьев и скалах. В Сибири это редкий, реликтовый вид.

Familia Fontinalaceae

Семейство объединяет довольно крупные водные (плавающие или погруженные) мхи. “Стебель” трехгранно- или округло-облиственный, внизу оголенный, пучком ризоидов прикреплен к подводным камням или древесине. “Листья” трехрядные, отстоящие или обращенные в одну сторону.

Genus *Fontinalis* (Фонтиналис). Для этого рода характерны безжилковые “листья”, прилегающие или всесторонне обращенные. Наиболее распространенный вид - *F. antipyretica* (Ф.противопожарный) - распространен в стоячих и текущих водах в арктической, умеренной и теплой зонах северного полушария. Может достигать гигантских для мхов размеров - до полуметра.

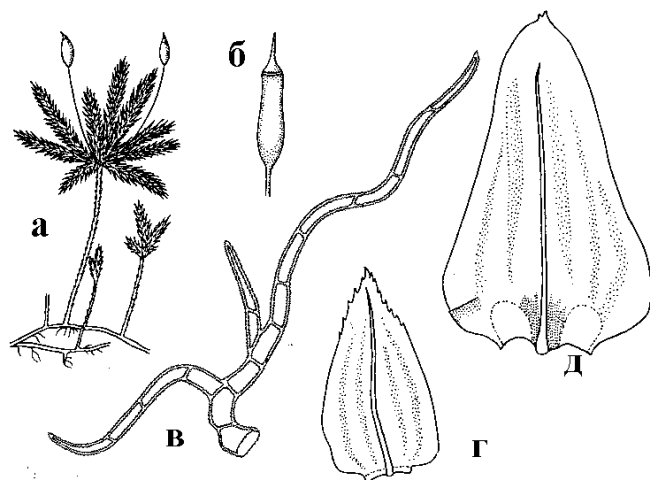


Рис.67. *Climacium dendroides*: а - общий вид; б - закрытая коробочка; в - парафиллия; г - веточный “лист”; д - “стеблевой лист”.

Familia Climaciaceae

Распространено исключительно в умеренной зоне северного полушария, во влажных местах. Характерно наличие стелющегося подземного “стебля” и приподнимающегося от него вторичного “стебля”, который наверху древовидно разветвлен и покрыт парафиллиями.

Climacium dendroides (Климациум древовидный). Довольно крупный гигрофильный мох, напоминающий обликом небольшое деревцо высотой до 15 см. Единственный вид семейства, который имеет широкое распространение. Ареал охватывает умеренные широты северного полушария. Произрастает на сырых и мокрых лугах, на болотах, по берегам озер, рек и ручьев.

Familia Neckeraeae

Это, большей частью, тропическое семейство, состоящее из 16 родов и свыше 400 эпифитных и эпилитных видов. Относительно крупные, блестящие мхи. Вторичные “стебли” неккеровых прямые или свисающие, обычно плоско-перисто-разветвленные, плоскооблиственные. “Листья” языковидные, с простой или двойной жилкой, иногда без нее.

Genus *Neckera* (Неккера). Характеризуется почти безжилковыми и цельнокрайними “листьями”, которые у многих видов поперечно-волнистые. Самое широкое распространение в семействе имеет *Neckera pennata* (Неккера перистая). Необычен ареал вида: умеренная и теплая зоны северного полушария с проникновением в южное полушарие, где зафиксирована только в Австралии, Новой Зеландии и Тасмании. Произрастает как эпифит на стволах деревьев, иногда на скалах. В Сибири имеет разрозненные местонахождения и является реликтом доледникового возраста.

Genus *Homalia* (Гомалия). Род, близкий предыдущему. Отличается более выраженной жилкой, почти доходящей до середины “листа”, пильчатыми верхушками “листьев” и неправильной разветвленностью. Широко распространен только вид *Homalia trichomanoides* (Гомалия трихомановидная). Ареал охватывает умеренную и теплую зоны северного полушария. В Сибири встречается только на юге как редкий реликтовый вид. Поселяется на скалах или стволах лиственных деревьев.

Ordo Hypnales

Порядок представлен напочвенными, скальными и эпифитными мхами, образующими дерновинки или ковры. “Стебли” лежащие до восходящих; ветвистые. Спорогонии боковые. Коробочка наклоненная, реже прямостоячая. Перистом двойной. Колпачок клубковидный. В порядке около 20 семейств, 200 родов и свыше 3000 видов.

Familia Thuidiaceae

Семейство охватывает 17-18 родов и около 300 видов, распространенных в умеренных и теплых зонах земного шара. Это нежные тонкие или мощные растения, образующие рыхлые или густые дерновинки. “Стебель” у туйдиевых с парафиллиями и может иметь перистое ветвление.

ние различного типа. “Стеблевые” и веточные “листья” различаются, их клетки мелкие, папиллозные.

Abietinella abietina (Абиетинелла елеобразная). Единственный представитель рода, распространенный в России. Это довольно крупный мох, предпочитающий сухие местообитания: солнечные склоны, опушки, скалы и др. “Стебель” достигает 15 см в высоту, однажды перистоветвистый. “Листья” имеют хорошо развитую жилку. Абиетинелла образует рыхлые, жесткие, буровато-зеленые дерновинки. Распространена в умеренной полосе северного полушария.

Genus *Thuidium* (Туидиум). Для этого рода характерно наличие дважды-, триждыперисто-ветвящихся “стеблей”, образующих рыхлые плоские, зеленые или темно-зеленые дерновинки. Это самый крупный род семейства, охватывающий свыше 150 видов, распространенных в Восточной Азии, Африке и Южной Америке. В России известно 9 видов, большей частью дальневосточных. Наиболее распространены *Thuidium philibertii* (Туидиум Филибера) и несколько реже - *Thuidium delicatulum* (Туидиум нежненький). Оба вида приурочены к умеренным и теплым областям северного полушария с проникновением в Центральную и Южную Америку. Произрастают на почве в лесах, на гнилой древесине, скалах, основаниях стволов деревьев, лугах.

Familia Amblystegiaceae

Напочвенные, скальные, болотные, эпифитные, водные мхи, образующие рыхлые или густые дерновинки. “Стебель” разветвленный, чаще без парафиллий. “Листья” с простой, реже с двойной жилкой, иногда без нее. Клетки “листа” прозенхиматические, гладкие, дифференцированы по форме в углах основания. Представители распространены в холодных и умеренных широтах Земли. В семейство более 16 родов и около 250 видов.

Genus *Amblystegium* (Амблистегиум). Мхи средних и мелких размеров, образующие зеленые или желто-зеленые, иногда блестящие плоские дерновинки и коврики. “Стебель” ползучий и приподнимающийся. “Листья” прямо отстоящие или назад отогнутые. Наиболее распространенный вид - *Amblystegium serpens* (Амблистегиум ползучий). Ареал мха охватывает холодные, умеренные и теплые зоны северного полушария, проникает в Южную Америку и Новую Зеландию. Произрастает в лесах на основаниях стволов лиственных деревьев, на гниющей древесине, на скалах, а иногда - на почве.

Genus *Drepanocladus* (Дрепанокладус). Самый крупный род семейства. Виды рода можно встретить в самых разных местообитаниях. Образуют густые и рыхлые, обычно блестящие дерновинки. “Листья”

большой частью среповидно согнутые и обращенные в одну сторону. Самый распространенный вид - *Drepanocladus uncinatus* (Дрепанокладус крючковатый). Он встречается не только в лесах Голарктики, но также зарегистрирован в антарктических и субантарктических широтах, горах Южной Америки и Восточной Африки. Фрагменты ареала в южном полушарии сильно изолированные. Очень широка экологическая амплитуда вида: он встречается на гумусе и лесной почве, на стволах и ветвях деревьев, пнях и выступающих корнях, на старой древесине и скалах. Описано большое количество внутривидовых разновидностей и форм.

Genus *Calliergon* (Каллиергон). Более или менее крупные болотные или водные мхи, образующие рыхлые обширные дерновинки или растущие отдельными “побегами” среди других мхов. “Стебель” прямой; разветвленный или простой. “Листья” черепитчатые или прямо отстоящие. В Сибири широко распространены несколько видов: *C. sarmentosum* (К. лозовидный), образующий дерновинки красно-зеленого или черноватого цвета; *C. giganteum* (К. гигантский) - двудомный, имеет “стебель” до 30 см в высоту; *C. cordifolium* (К. сердцевиднолистный) - однодомный, “стебель” до 20 см в высоту. Произрастают в различных переувлажненных местообитаниях.

Familia Brachytheciaceae

Представители этого семейства образуют более или менее блестящие дерновинки. “Стебель” лежачий или прямостоячий, по-разному перисто-ветвящийся, часто со столонами. “Листья” складчатые, по краю обычно пильчатые. Жилка простая или двойная. Коробочка чаще согнутая, горизонтальная или прямостоячая. Брахиитециевые распространены широко по всей Земле, а в умеренной зоне являются характерными компонентами лесной и отчасти болотной растительности. Довольно многообразны: охватывают более 23 родов.

Genus *Brachythecium* (Брахитециум). Род, довольно богатый видами. В России встречается более 25 видов. Имеют более или менее продольно-складчатые, из широкого основания длинно- или короткозаостренные, прилегающие к “стеблю” “листья”. Клетки “листа” удлиненно-ромбические. К числу довольно обычных можно отнести *Brachythecium salebrosum* (Брахитециум шероховатый), который поселяется на стволах и выступающих корнях деревьев, на лесной почве и затененных скалах, гипновых и осоковых болотах, приречных лугах и тундрах. Широко распространен в арктических и умеренных широтах северного полушария, а также встречается в Антарктике и на о. Тасмания. Другой вид - *Brachythecium rutabulum* (Брахитециум кочерга) - имеет также широкое распространение, но встречается гораздо более редко. Поселяется на

почве во влажных тенистых местах, на камнях и скалах, выступающих корнях деревьев.

Tomenthypnum nitens (Томентгипнум блестящий). Этот вид является единственным представителем рода. Характеризуется прямостоячим, более или менее правильно перисто-ветвистым “стеблем”, густо покрытым ризоидным войлоком. Довольно обычный для холодной и умеренной зон северного полушария мох. Произрастает на различного типа болотах (гипновых, сфагновых, травянистых и др.), в тундрах, арктических пустынях.

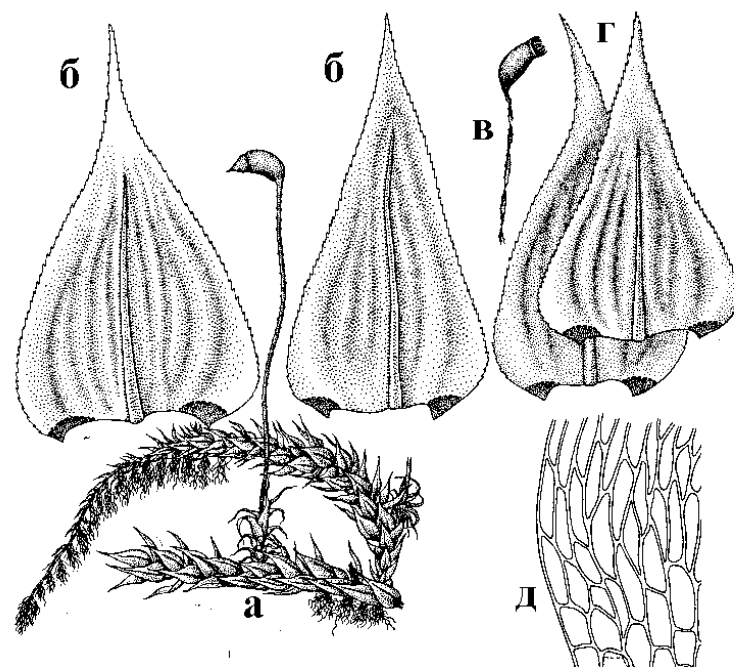


Рис.68. *Brachythecium rutabulum*: а - общий вид; б - “стеблевые листья”; в - раскрытая коробочка; г - веточные “листья”; д - клетки угла основания “стеблевого листа”.

Genus *Cirriphyllum* (Циррифиллум). У представителей этого рода характерная форма “листьев”: яйцевидные или продолговатые,верху закругленные, с длинной волосовидной верхушкой или внезапно узколанцетно- или волосовидно-суженные. В Сибири встречаются два вида: *Cirriphyllum piliferum* (Циррифиллум волосоносный) - достаточно редок, приурочен к югу региона, характерный напочвенный мох черневой

тайги, реликт доледникового периода; другой - *Cirriphyllum cirrosum* (Циррифиллум усатый) - более обычен, проникает в Арктику, произрастает на почве в лесах, на скалах, в тундрах, на болотах, в арктических пустынях. Оба таксона имеют голарктический ареал, но у *Cirriphyllum piliferum*, который более теплолюбив, он сдвинут к югу.

Familia Hypnaceae

Мелкие или крупные напочвенные, скальные или эпифитные мхи, образующие плотные или рыхлые блестящие дерновинки. “Стебель” обычно ползучий, реже прямостоячий, перисто-ветвящийся, с обильными ризоидами, а в местах ветвления - с парафиллиями. “Листья” чаще серповидно согнутые. В углах основания “листа” имеется группа дифференцированных по форме клеток. Жилка короткая, двойная или отсутствует. В семействе около 30 родов и свыше 600 видов. Некоторые роды приурочены к умеренным, другие - к тропическим широтам.

Pylaisiella polyantha (Пилезиелла многоцветковая). Самый распространенный вид семейства. Поселяется на старых стволах и корнях деревьев, реже - на силикатных скалах. Ареал охватывает холодную и умеренную зоны северного полушария. Это относительно мелкий мох, образующий дерновинки темно- или желто-зеленого цвета и имеющий прямые или слабосогнутые вниз и обращенные в одну сторону “листья” с плоскими краями.

Genus *Hypnum* (Гипнум). Крупный род, охватывающий более 60 видов. Приурочен к умеренной зоне северного полушария. Гипнумы - мелкие или очень крупные мхи, образующие зеленые, желтоватые, буроватые, золотистые блестящие дерновинки или коврики. “Стебель” лежащий или приподнимающийся. “Листья” часто серповидно изогнутые. *Hypnum lindbergii* (Гипнум Линдберга) - один из распространенных видов. Произрастает на влажных лугах, болотах, на древесине и скалах, в моховых и мохово-лишайниковых тундрах.

Ptilium crista-castrensis (Птилиум гребенчатый). Единственный вид рода. Довольно широко распространен в таежных экосистемах северного полушария. Проникает в Арктику. Поселяется на почве, гниющей древесине, скалах, покрытых гумусом. Довольно крупный мох, достигающий иногда более 20 см в высоту. “Стебель” правильно перисто-ветвистый в одной плоскости.

Familia Hylocomiaceae

Довольно крупные, жесткие мхи, образующие рыхлые зеленые или желто-зеленые дерновинки. “Листья” с двойной жилкой или жилка отсутствует. Клетки “листа” линейные. Коробочка наклоненная или повислая, иногда горбатая. Крышечка коническая. Представители семейст-

ва распространены в основном в холодной и умеренной зонах северного полушария.

Hylacomium splendens (Гилокомиум блестящий). Единственный широко распространенный вид рода. Поселяется на почве и скалах в лесах, на лугах, в арктических пустынях. “Стебель” до 20 см длиной, правильно перисто-ветвистый (одиножды-дважды-трижды), образует годичные этажи прироста. Парафиллии многочисленные.

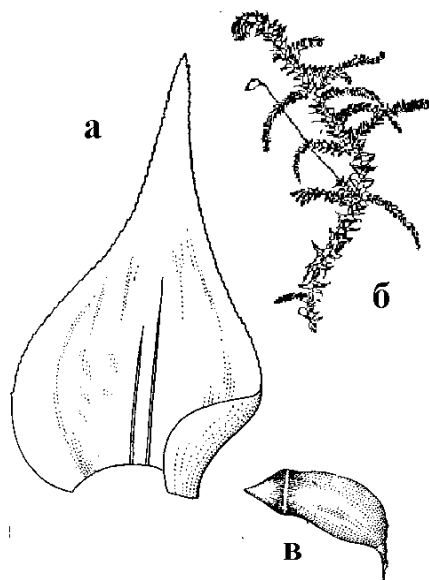


Рис.69. *Rhytidiadelphus triquetrus*: а - “лист”; б - общий вид; в - закрытая коробочка.

Pleurozium schreberi (Плевроциум Шребера). Единственный широко распространенный вид рода. Ареал голарктический с проникновением в Центральную и Южную Америку. Поселяется на сухой лесной почве в лесах, на лугах, в тундрах, осоковых и моховых болотах. “Стебель” до 15 см длиной, восходящий или прямостоячий, правильно перисто-ветвистый, с красной корой, без парафиллий.

Genus *Rhytidiadelphus* (Ритидиадельфус). Небольшой род, представленный в холодной и умеренной зонах северного полушария. Это крупные растения, образующие рыхлые дерновинки. “Стебель” лежащий или прямостоячий, ветвистый, без парафиллий. “Листья” рыхло или густо сидящие, оттопыренно отогнутые до обращенных в одну сторону, без

выраженной жилки. В России представлено 5 видов. Наиболее распространен - *Rhytidiadelphus triquetrus* (Ритидиадельфус трехгранный). Ареал охватывает северное полушарие, где, кроме умеренной полосы, вид проникает в Арктику и Африку. Чаще всего произрастает на почве в лесах, кроме этого, Ритидиадельфус трехгранный можно встретить в лишайниково-моховых тундрах и на лугах.

Familia Rhytidiaceae

К семейству относятся довольно крупные напочвенные или скальные мхи, образующие мощные и жесткие дерновинки. “Листья” серповидно изогнутые, обращенные в одну сторону, продольно-складчатые, в верхней части поперечно-морщинистые.

Rhytidium rugosum (Ритидиум морщинистый). Единственный широко распространенный вид, встречающийся в России. Ареал охватывает холодную, умеренную и теплую зоны северного полушария. Это относительно сухо- и светолубивый мох. Произрастает на покрытых гумусом, освещенных известковых скалах, на почве, в разреженных сухих лесах, в различных тундрах, арктических пустынях. “Стебель” Ритидиума морщинистого достигает 5-12 см высоты.

Familia Plagiotheciaceae

Мягкие растения, образующие рыхлые или плотные, блестящие дерновинки. “Стебель” ползучий, обычно плоско “облиственный”. Латеральные “листья” несимметричные. Жилка короткая, двойная или неравно вильчатая. Коробочка прямостоячая до наклоненной. Наружный перистом из ланцетных зубцов. Зубцы внутреннего перистоста на относительно высокой основной перепонке. Виды этого семейства распространены по всему земному шару, с преобладанием родов в южном полушарии.

Genus *Plagiothecium* (Плагитециум). Более или менее крупные мхи, образующие мягкие ярко- или желто-зеленые дерновинки. “Листья” низбегающие по “стеблю”, состоят из узких или очень широких клеток, более крупных в углах основания. В России встречается 12-13 видов, из их числа один из распространенных - *Plagiothecium laetum* (Плагитециум светло-зеленый). Ареал вида охватывает умеренные широты северного полушария и проникает в Арктику. Произрастает в лесу на гумусе, на стволах деревьев и скалах, иногда - на различных болотах.

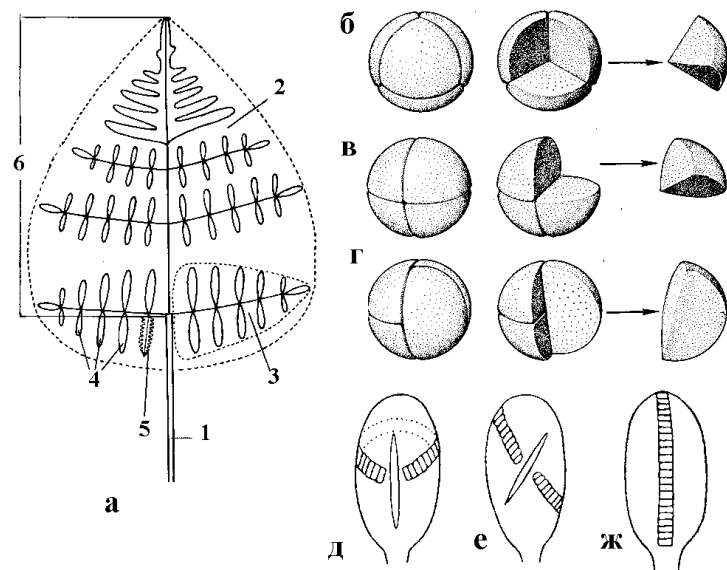


Рис.70. Морфологические элементы папоротников. а - схема вайи (1 - черешок; 2 - пластинка вайи; 3 - сегмент первого порядка; 4 - сегменты второго порядка; 5 - лопасти сегментов второго порядка; 6 - рахис); взаимное расположение спор в тетрадах: б - трехлучевые тетраэдрические; в - однолучевые изобилатеральные; г - однолучевые крестообразные. Основные типы расположения колец у спорангиев: д - поперечное; е - косое; ж - продольное.

DIVISIO POLYPODIOPHYTA

Древняя группа, связанная в своем происхождении с псилофитами. Появились впервые в середине девонского периода палеозойской эры. Один из самых многовидовых отделов, причем таксономическое разнообразие проявляется уже в середине каменноугольного периода и сохраняется до наших дней. В настоящее время на Земле существуют около 10000 видов отдела. Именно папоротники в истории планеты имели важные эволюционные последствия: все наиболее совершенные и многочисленные высшие растения (голосеменные и покрытосеменные) - их потомки. Характерными особенностями папоротников являются многообразие их вегетативных и генеративных структур и даже жизненных циклов. Polypodiophyta - один из самых контрастных отделов по степени эволюционной примитивности - продвинутойности представителей. По этой

причине единую лаконичную характеристику таксона дать невозможно. Соматический уровень организации характеризуется как сочетание синтеломного и предпобегового. Предпобег - вайя - возникает при кладификации (уплощении) ортотропных синтеломов. Это дает возможность более эффективного фотосинтеза, ускорения индивидуального развития спорофита и представляют собой ароморфоз. Примечательно, что плагиотропные синтеломы остаются почти не изменяясь. Их изменения связаны с приспособительными тенденциями (освоение различных экологических ниш - идиоадаптации): различная степень укорочения синтелома ("длиннокорневищные" папоротники, "коротко-корневищные", розеточные и т.д.); "вертикализация" синтелома (появление древовидных ствольных форм). Вайи папоротников в эмбриональном состоянии улитковидно свернутые (лучшая защита меристематических тканей); имеют недетерминированный верхушечный рост (как у побега); различную степень рассеченности; состоят из пластинки вайи (сегменты различных порядков и рахис), а также черешка. Проводящая система от протостелической до наиболее совершенных типов: диктиостела и эустела, со всеми промежуточными вариантами. Представлены и необычные типы проводящей системы, когда ксилемные пучки имеют Х-, W-, Н-образную форму. По характеру развития и строения спорангиев папоротники подразделяются на две большие группы, не имеющие четкого таксономического характера: эуспорангиатные и лептоспорангиатные. Первые - более примитивные - имеют более крупные, массивные, многоспоровые спорангии с многослойной стенкой и онтогенетически развиваются из группы клеток; вторые - более совершенные, имеют мелкие многочисленные спорангии с однослойной стенкой, фиксированное количество спор (чаще 64) и развиваются по ускоренному варианту из одной клетки. Спорангии имеют приспособления для эффективного вскрывания и рассеивания спор: кольцо (горизонтальное, косое или вертикальное). У наиболее совершенных таксонов спорангии собраны в группы - сорусы и защищены индузием (покрывальцем). У древних видов споры трехлучевые, позднее появляются однолучевые. Кроме равноспоровых представителей богато представлены и разнospоровые, причем появившиеся конвергентно. Гаметофит у примитивных таксонов, как правило, массивный, многоклеточный, многолетний, обычно имеет микоризу и не способен к фотосинтезу; у молодых таксонов гаметофит в виде небольшой зеленой однослойной пластинки или в виде нитей, имеет короткий срок жизни.

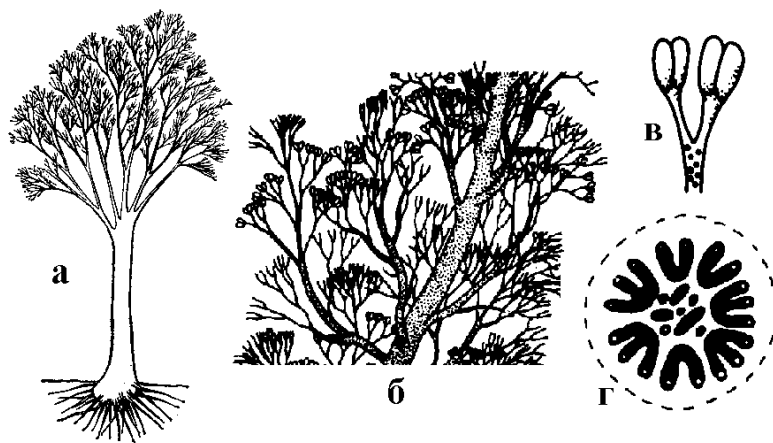


Рис.71. *Pseudosporochnus*: а - общий вид растения; б - часть боковой ветви; в - спорангиофоры; г - схема строения стелы на поперечном срезе.

CLASSIS CLADOXYLOPSIDA

Наиболее примитивный и древний класс папоротников. Появились в середине девонского периода палеозойской эры - около 370 миллионов лет назад. Исчезли в начале каменноугольного периода, просуществовав всего 40-50 миллионов лет. Несмотря на кратковременное существование дали начало по меньшей мере двум крупным филогенетическим ветвям, имеющим значительные эволюционные последствия. Финалом одного из направлений сегодня являются современные папоротники; другого направления - два существующих ныне отдела высших растений - голосеменных и покрытосеменных. Происходят кладоксилопсиды от псилофитов. Кладоксилеевые папоротники и внешне очень похожи на них: отсутствуют уплощения осевых органов, как следствие, у них синтеломный уровень организации; имеются крупные терминальные спорангии; характерны более или менее сильные разветвления; иногда, кроме ортотропных, присутствуют и плагиотропные синтеломы. Особенности этой группы папоротников являются появление более или менее кладифицированных микротеломов, а главное - сложно расчлененная проводящая система осевых частей. Ксилема экзархная. В районе протоксилемы присутствуют периферические петли или протоксилемные лакуны.

Ordo Cladoxylales

Pseudosporochnus nodosus (Псевдоспорохнус узловатый). Ранее считался “псилофитом”. Встречался в середине девона в Западной Европе. Небольшое, около 1 м высоты растение, было представлено только ортотропными осями. Неразветвленный ствол в верхней части увенчан пучковидной “мутовкой” ветвей, в нижней части - пучок корней. Ветви сильно разветвленные. Конечные веточки были частично стерильные, частично - с двумя парными спорангиями. Проводящая система напоминает сильно расчлененную актиностель либо “упорядоченную” плектостель. В центре протоксилемы проходит тяж тонкостенных паренхимных клеток. Благодаря этому образуются периферические петли.

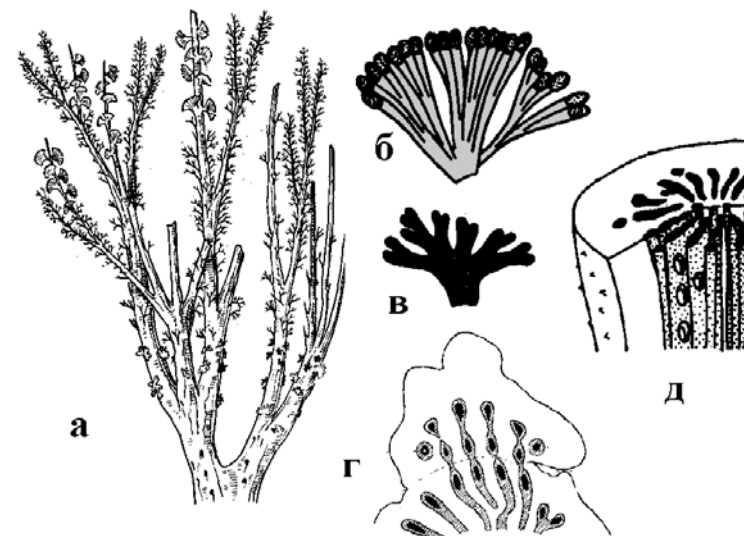


Рис.72. *Cladoxylon mirabile*: а - реконструкция генеративной ветви; б - спорангиофор; в - стерильный листовидный придаток. *Cladoxylon mirabile*: г - строение стелы на поперечном сечении оси в месте отхождения ветви. *Rhymocalon trichium*: д - схема стелярной организации.

Rhymocalon trichium (Римокалон волосковый). Встречался в конце девона в Северной Америке. Характерна актиностела с зарождающейся сердцевинной. На месте протоксилемы образуются полости - протоксилемные лакуны.

Cladoxylon mirabile (Кладоксилон удивительный). Встречался в начале карбона в Западной Европе. Достоверно к этому роду можно от-

нести только окаменелые фрагменты ортотропных осей. Близок к Псевдоспрохнусу. Проводящая система полистелического типа. Расположение лент ксилемы неупорядоченное. Появляется вторичная древесина. Диаметр стволов до 4 см. На поперечном срезе присутствуют листовые следы, направляющиеся в афлебии. Название составлено из слов “ветка” + “древесина” и указывает на разветвление ксилемных лент на поперечном разрезе.

Calamophyton primaevum (Каламофитон первичный). Ранее считался древним представителем хвощей. Встречался в среднем девоне в Западной Европе. Обликом похож на Псевдоспрохнус, но ветви на верхушке ствола расположены не пучком, а спирально. Фертильные веточки сложно разветвленные. Проводящая система - сложно расчлененная плектостель. Имеются уплощенные микротеломы. Родовое название составлено из слов “тростник” + “растение” - по внешнему облику.

Huניה sphenophylloides (Гиения клинолистовидная). Встречалась в девоне в Западной Норвегии. Ранее считался древним представителем хвощей. Род, близкий к предыдущему по облику и строению спорангиеносных частей. Характерной особенностью является наличие развитых плагиотропных осей. Другие виды рода встречались в Западной Европе и Минусинской котловине.

Protohyenia janovii (Протогиения Янова). Встречалась в начале девона. Известна по ископаемым остаткам с правого берега Енисея у г. Красноярск (Торгашино). Внешним обликом напоминает предыдущий таксон, но генеративные ветви как у псилофитов. Спорангии раскрывались продольно с помощью верхушечной щели. Ортотропные синтеломы высотой до 10 см и около 5 мм в диаметре, плагиотропные - более длинные, в диаметре до 1,5 см.

Ordo Ibykales

Порядок, близкий предыдущему. Существовали в течение второй половины девона. Проводящая система - актиностель. Ксилема на поперечном срезе в виде звезды с тремя или более лучами, экзархная. Протоксилема иногда замещена лакуной. Эта группа, вероятно, является предковой для отдела хвощей.

Iridopteris eriensis (Иридоптерис эрийский). Встречался в Северной Америке. Известен только по окаменевшим фрагментам “стеблей”. На поперечных срезах от пятилучевой ксилемы главной оси мутовками или поочередно отходят более мелкие, округлые с центральной протоксилемой пучки.



Рис. 73. Ибиковые папоротники. *Ibyka amphikoma*: а - часть растения; б - спороносная ветвь; в - стерильный листовидный придаток; г - сечение ветвящейся оси (каулоида). *Iridopteris eriensis*: г - поперечное сечение каулоида.

Ibyka amphikoma (Ибика хохлатая). Встречалась в Северной Америке. Синтеломный вид. Ветви первого порядка от главной оси отходили спирально, последующих порядков - почти мутовчато, как у хвощей. Ответвления последнего порядка дихотомически до четырех раз разветвленные с загнутыми вниз окончанием теломов. Фертильные ветви последнего порядка с терминальными спорангиями. Строение проводящей системы аналогично предыдущему виду, а также весьма похоже на строение древнейшего представителя отдела хвощей - Эвиостехии.

CLASSIS ZYGOPTERIDOPSIDA

Вымерший в середине пермского периода палеозойской эры таксон. Первые представители появились в конце девона. Предковой группой, очевидно, являлись кладоксилеевые папоротники. Класс объединяет довольно разнообразных представителей, часто контрастного, по степени эволюционной специализированности и приспособленности. Это типичные эуспорангиатные растения. Спорангии располагались одиночно или группами, терминально (в особом по морфологической природе органах - спорокладах, отделенных от вегетативных частей) или на нижней поверхности пластинки вайи. На стенках спорангия появляется дифференцированная группа клеток, способствующая их вскрытию. Споры трехлучевые. Характерна различная форма ксилемы в осевых органах: С-, V-, W-, I-, H- или X-образная, а также протостела или акетино-

стела. У некоторых представителей в ксилеме развиваются периферические петли, как у кладоксилеевых папоротников.

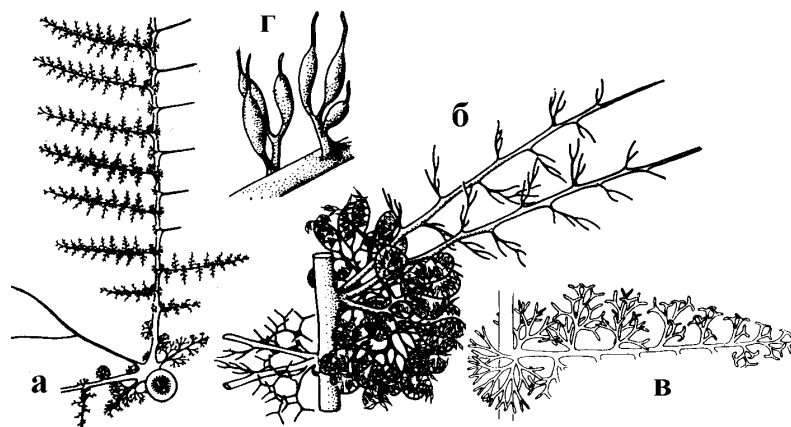


Рис.74. *Rhacophyton ceratangium*: а - участок синтелома (поперечный срез) с отходящими от него вайей, афлебиями, воздушным корнем; б - часть генеративной вайи со спорангиями; в - сегмент вегетативной вайи; г - спорангии.

Зигоптерисовые папоротники - первое эволюционное звено в направлении всех современных папоротников кроме ужовниковых. Именно в рамках данного таксона впервые (в начале карбона) появляются листовидные образования - вайи (предпобеги) у "папоротниковой" линии эволюции. Необычен тот факт, что в другой эволюционной линии (проголосеменные и голосеменные) вайи появились значительно раньше. Для зигоптерисовых характерно наличие особых дорзивентральных органов - филлофоров, промежуточных по своей природе между синтеломными корневищами и рахисами плоскостов и предпобегов. Филлофоры ответвлялись от плагитропных синтеломов и росли разным образом. Так же, как и у синтелома, их рост был неограниченный. На филлофорах развивались перья, располагавшиеся либо в два, либо в четыре ряда. Класс включает единственный порядок.

Ordo Zygopteridales

Familia Rhacophytaceae

Равноспоровые папоротники. Эволюция предпобега на начальной стадии: характерны только расположенные в одной плоскости синтеломы. Генеративные и вегетативные ветви отличаются во внешнем облику.

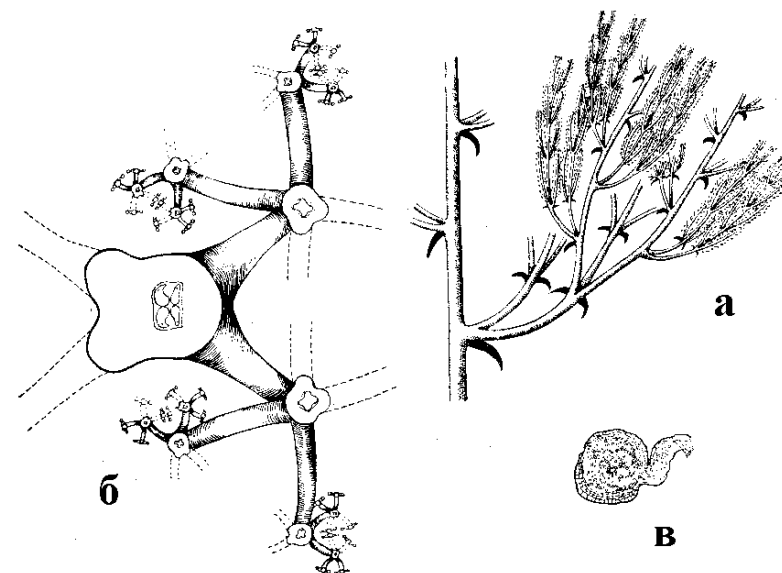


Рис.75. *Stauropteris oldhamia*: а - облик генеративной ветви; б - схема трехмерного ветвления; в - спорангий.

Rhacophyton ceratangium (Пакофитон рогатый). Встречался в конце девона в США. Другие виды рода известны из Северной Америки, Европы, Казахстана и Минусинской котловины. Растения высотой до 1,5 м. Диаметр главной оси около 2 см. Тип проводящей системы - актиностела. Проводящие пучки в осях более высокого порядка клепсидроидного типа (линзовидные с периферическими петлями у суженных боков). Характерно наличие воздушных корней. Ветви уплощенные. Генеративные ветви по внешнему облику отличаются от вегетативных и, как правило, сопровождают их. Генеративные ветви более мелкие, дихотомически разветвленные, их участки со спорангиями адаксиально (вовнутрь) изогнутые. Спорангии веретеновидные с внезапно утончающейся верхушкой.

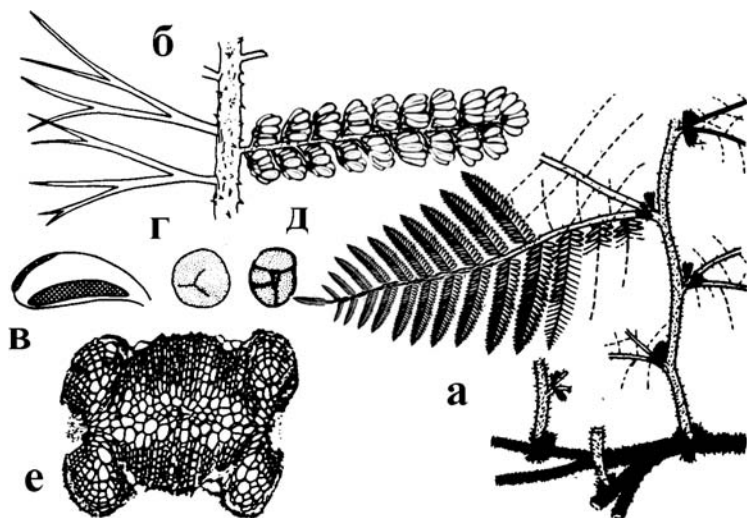


Рис.76. *Nemejcopteris feminaeformis*: а - общий вид; б - часть фертильной ветви; в - спорангий; г - спора; д - начало образования гаметофита внутри оболочки споры; *Zygopteris*: е - первичная и вторичная древесина на поперечном срезе филлофора.

Familia Stauropteridaceae

Семейство объединяет разнospоровых синтеломных представителей.

Stauropteris oldhamia (Ставроптерис олдахия). Встречался в конце карбона в Англии. Характерно наличие улитки, афлебиев. Ксилема крестообразная, экзархная. Спорангии одиночные, на ножках. Ветвление неравно-трихотомическое до моноподиального. Уплощения ветвей не выражены.

Chacassopteris concinna (Хакассоптерис улитковидный). Встречался в начале карбона в Минусинской котловине и Кузбассе. Основная ось несет поочередно расположенные сегменты первого порядка, разделенные до сегментов третьего порядка в виде стерженьков. В основании рыхисов первого и второго порядков развиты афлебии в виде звезды, состоящие из дихотомически разделенных долей. Спорангии продолговатые, расположены в три яруса и срослись в синангии. Синангии терминальные, шишковидные.

Familia Zygopteridaceae

Равноспоровые и разнospоровые представители предпобеговой организации. Для некоторых представителей характерен диморфизм гене-

ративных и вегетативных вай. Спорангии с многослойной стенкой и мощным кольцом.

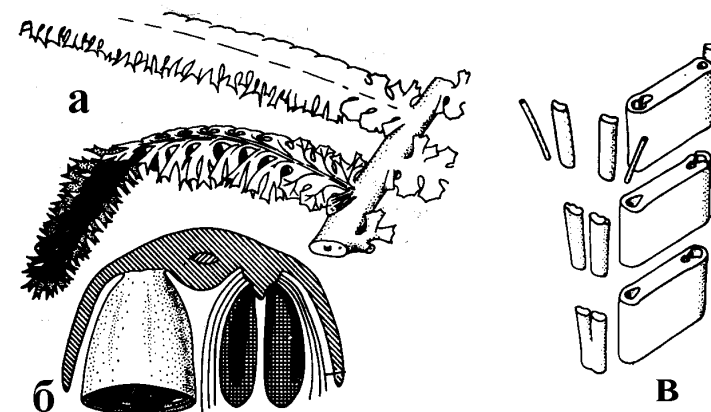


Рис.77. *Corinepteris*: а - часть вайи с фертильными сегментами; б - схема расположения и строения сорусов и покрывальца; *Clepsydropsis*: в - первичная древесина филлофора и перьев.

Nemejcopteris feminaeformis (Немейкоптерис женский). Встречался в конце карбона - начале перми в Западной Европе и Северной Америке. Хорошо развит плагиотропный, густо опушенный синтелом, от которого ответвляются вверх филлофоры, несущие парные перья. В основании филлофоров и перьев расположены сильно расчлененные афлебии. Фертильные перья иного облика, несут многочисленные, на длинных ножках пучки спорангиев банановидной формы. Группы толстостенных клеток по бокам спорангиев не образуют полного кольца, а только две супротивных продольных полосы.

Genus *Zygopteris* (Зигоптерис). Представители встречались в конце карбона в Северной Америке. Характерно Н-образная форма ксилемы в филлофорах. У некоторых представителей зафиксированы вторичные утолщения древесины.

Genus *Corinepteris* (Коринептерис). Представители встречались в середине карбона в Западной Европе и США. Одни из наиболее совершенных представителей класса. Как вторичное явление отсутствует диморфизм вегетативных и генеративных вай - все предпобеговые однотипные, совмещающие функции бесполого размножения и фотосинтеза. Спорангии на коротких ножках, собраны в сорусы и слегка загнуты

внутри соруса. Стенка спорангия содержит гнезда механических клеток, а также с U- или V-образным кольцом из нескольких рядов клеток. У *Corinepteris involucrata* из Северной Америки образуются индузии в виде тройной чашевидной обертки. Споры шиповатые трехлучевые.

Genus *Clepsydropsis* (Клепсидропсис). Встречался в начале карбона в Западной Европе. Форма древесины в филлофорах линзовидная или I-образная. У суженных концов - закрытые периферические петли. В некоторых случаях петли открываются в местах отхождения черешков ("листовые" следы).

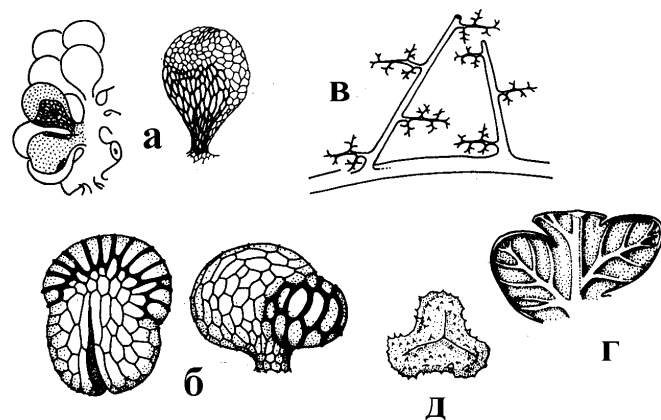


Рис.78. Представители рода *Botryopteris*: а - спорангии *B. forensis*; б - спорангии сверху и сбоку *B. antiqua*; в - часть стерильной вайи *B. antiqua*; г - перышко *B. forensis*; д - спора.

CLASSIS BOTRYOPTERIDOPSIDA

Группа, берущая начало от зигоптерисовых папоротников. Появились в начале каменноугольного периода, вымерли к концу пермского, просуществовав около 110-120 миллионов лет. От ботриоптерисовых в середине перми появились полиподиевые папоротники, наиболее многочисленные в настоящее время. Представители класса *Botryopteridopsida* по сравнению с относительно примитивными зигоптерисовыми папоротниками характеризуются лептоспорангиатностью, появлением сифонности, пазушным ветвлением, не известным у других папоротников и многоспорангиальными сорусами. Для ботриоптерисовых характерно отсутствие упорядоченности в характере ветвления синтеломов, филлофоров и предпобегов: от вайи могут ответвляться филлофоры, от фил-

лофоров могут ответвляться и вайи, и синтеломы; могут быть представлены только синтеломы и предпобеги. В пределах класса представлены все фазы становления папоротниковой вайи: от цилиндрических ветвящихся осей до типичной листовидной пластинки. Спорангии с выраженным кольцом могут быть собраны в "безлистные" агрегаты или располагаться на вегетирующих сегментах вайи. Класс включает единственный порядок.

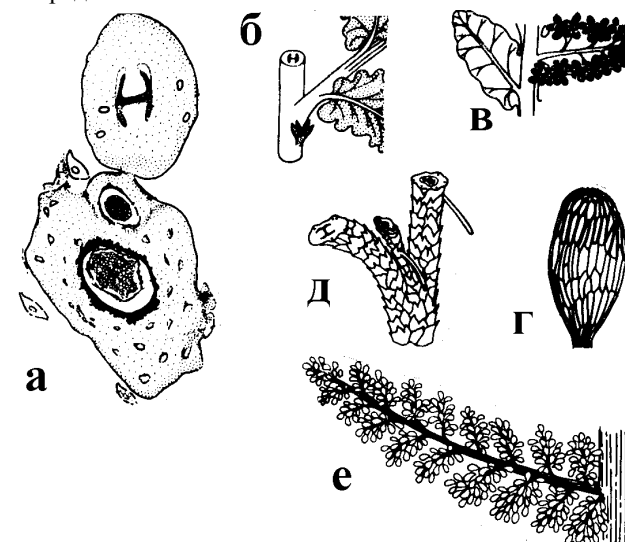


Рис.79. *Tedelea glabra*: а - поперечный срез через синтелом (внизу) с ответвившимся филлофором и пазушной осью; б - стерильное перо с афлебием; в - фертильное перо; д - участок синтелома с пазушным ветвлением; г - спорангий; *Senftenbergia plumosa*: е - фертильное перо.

Ordo Botryopteridales

Familia Botryopteridaceae

В равной степени характерен и диморфизм, и мономорфизм вегетативных и генеративных органов. Спорангии с боковым многорядным "кольцом" - дифференцированной группой клеток.

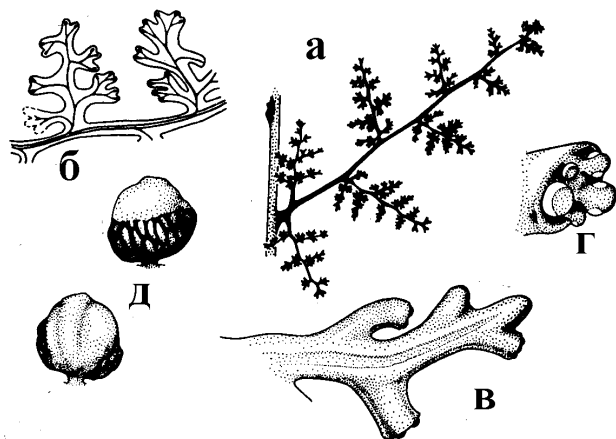


Рис.80. *PsaliXochlaena*: а - перо первого порядка; б - стерильные перышки; в - фер- тильное перо; г - дистальная часть фертильного пера со спорангиями; д - спорангии.

Genus *Botryopteris* (Ботриоптерис). Многовидовой, полиморфный род. Представители встречались в течение карбона - начала перми в Западной Европе и Северной Америке. Вегетативные органы от разветвленных синтеломов до типичных кладифицированных вай. Синтеломы протостелические. Проводящая система филлофоров многообразна. Форма ксилемы на поперечных срезах от эллиптической до омегообразной. Число протоксилемных пучков у более древних видов меньше, чем у "молодых". Форма ксилемы в черешках вай аналогична таковой в филлофорах. У некоторых древовидных ботриоптерисов образовывался ложный ствол в диаметре до 15 см, покрытый воздушными корнями. В коре встречалась сильно развитая секреторная система, сходная с аналогичной у мараттиевых папоротников. Спорангии терминальные, иногда в значительных скоплениях (до нескольких десятков тысяч). В других случаях спорангии ламинальные, полностью закрывающие нижнюю поверхность перьев вай. Спорангии вскрывались вдоль стомия - узкой полосы из тонкостенных клеток. Споры трехлучевые. Родовое название образовано от сочетания слов "гроздь + папоротник" и указывает на характер спороношения.

Genus *Musatea* (Музатэя). Виды рода встречались в начале карбона в Западной Европе. Фертильные перья почти не кладифицированные, но ветвящиеся в одной плоскости. Спорангии терминальные, в группах по 4-6. Стенка спорангия с утолщенными клетками, собранными группой, напоминающей продольное кольцо.

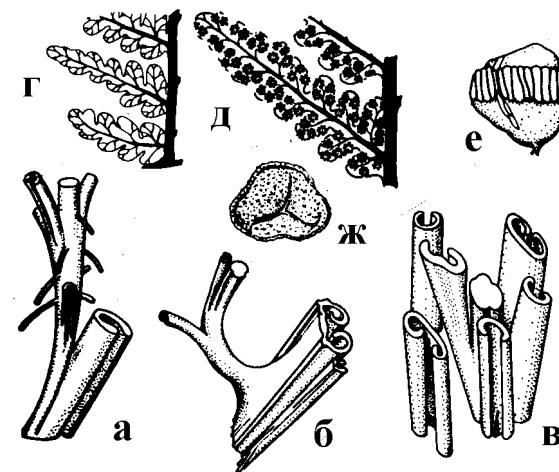


Рис.81. Серпайевые папоротники. *Anachropteris*: а, б - ксилема филлофора и его от- ветвлений; *Tubicaulis*: в - ксилема синтелома и отходящих от него филлофоров; *Oli- gosarcia*: г - стерильные сегменты; д - фертильные сегменты; е - спорангий; *Granula- tisporites*: ж - спора.

Familia *Tedeleaceae*.

Характерны вайи с маргинально расположенными на перьях спорангиями. Кольцо поперечное верхушечное. Отмечается пазушное ветвление. Анатомическое строение осей то же, что и у зигоптерисовых папоротников.

Genus *Tedelea* (Теделея). Виды рода встречались в карбоне в Северной Америке. Синтеломы с многоугольной в поперечном сечении ксилемой (почти как в протостеле). В центре ксилемы небольшое количество паренхимы, от которого узкие паренхимные лучи расходятся в виде неправильной звезды. В филлофорах ксилема Н-образная. Расположение перьев на рахисе двурядное. Поверхность осевых органов, особенно в их нижних частях, была усеяна многочисленными волосками и чешуевидными афлебиями.

Senftenbergia plumosa (Сенфтенбергия перистая). Встречалась в верхнем карбоне в Западной Европе. Вегетативные вайи кладифициро- ванные; генеративные много строения. Спорангии терминальные.

Familia *PsaliXochlaenaceae*

Спорангии по строению как и в роде Ботриоптерис, но располага- ются в сорусах, на почти цилиндрических и несколько скошенных окон-

чаниях перышек. Созревание спорангиев неодновременное. Известно дихотомическое и пазушное ветвление синтеломов.

Genus *Psalixochlaena* (Псаликсохлена). Представители рода встречались в конце каменноугольного периода в Западной Европе. В ксилеме проводящего пучка рахиса два адаксиальных тяжа протоксилемы. Вайи перистые. Отмечено значительное сходство с современными гименофилловыми папоротниками.

Familia Sermayaceae

Спорангии собраны на перышках в нечеткие группы или правильные сорусы. Стенка спорангиев с четким косым или поперечным кольцом. Предположительно являются предками глейхениевых папоротников.

Genus *Sermaya* (Сермайя). Встречалась в карбоне в Западной Европе. Проводящая система синтелома - сифоностела. Филлофоры и черешки с С-образной ксилемой, выпуклой в адаксиальном направлении (в направлении главной оси). Спорангии с двурядным кольцом. Споры трехлучевые, мелкоточечные.

CLASSIS MARATTIOPSIDA

Папоротники, появившиеся в середине каменноугольного периода палеозойской эры, и одна из немногих древних групп, сохранившаяся до настоящего времени. Мараттиопсиды берут начало от зигоптерисовых папоротников, с которыми их сближают многие архаические черты сходства: эуспорангиатность, наличие афлебиев, отсутствие приспособлений для раскрытия спорангиев или примитивное кольцо. Для современных мараттиевых характерно срастание спорангиев в синангии и их ламинальное расположение. Жизненную форму можно, вероятно, считать полудреводвидной (редукция древодвидности). Синтелом в виде дорзивентрального корневища или клубневидного ствола, отличается мясистостью. В молодых синтеломах имеется протостела, которая в дальнейшем преобразуется в амфифлойную сифоностелу. В вегетативных органах мараттиевых развиты большие лизигенные ходы. Споры трехлучевые или однолучевые. В каждом спорангии их развивается от 1450 до 7500. Гаметофиты надземные, мясистые, темно-зеленые, сердцевидные или продолговатые, многолетние. Класс включает единственный порядок.

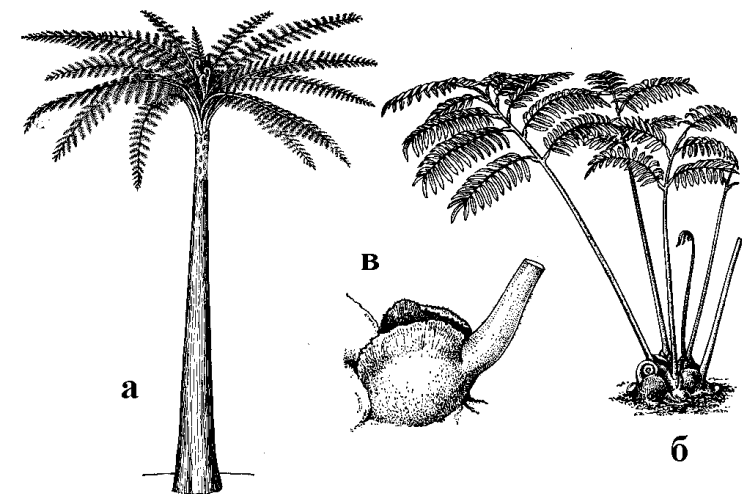


Рис.82. Мараттиевые папоротники. *Psaronius*: а - общий вид (реконструкция); *Angiopteris*: б - общий вид; в - основание черешка с афлебиями.

Ordo Marattiales

Familia Marattiaceae

Genus *Psaronius* (Псарониус). Около 35 видов рода встречались в карбоне и нижней перми в Западной Европе и Северной Америке. Были представлены древовидными формами. Ствол, имеющий в высоту более 10 м, одевала мантия из воздушных корней. Основная масса ствола была сложена воздушными, придаточными корнями. Так, при диаметре ствола у основания около 1 м собственно "стебель" имел в поперечнике всего несколько миллиметров. В основании ствола (синтелома) была развита амфифлойная сифоностела, которая выше сменялась очень сложно устроенной полициклической диктиостелой с многочисленными прорывами. Расположение вай на стволе спиральное, двух-, четырех- или много-рядное.

Angiopteris evecta (Ангиоптерис вознесенный). Современный. Впервые появляется с верхней перми (район С.Двины), в триасе обычен в Западном Казахстане и на юге Средней Сибири. В настоящее время встречается только в тропиках Мадагаскара и Полинезии, а также в Японии. Ангиоптерис - довольно крупный папоротник. Его вайи достигают 4-6 м длины, дваждыперистые, расположены спирально на шаровидно выступающей верхушке синтелома. Черешок вайи толщиной с челове-

скую руку. Споры трехлучевые. Сорусы из вторично свободных спорангиев, удлинненные, двурядные, расположены на боковых жилках сегментов последнего порядка у периферии пластинки. Гаметофиты округлые или сердцевидные, диаметром от 1 до 3 см; в центральной части утолщенные, живут несколько лет.

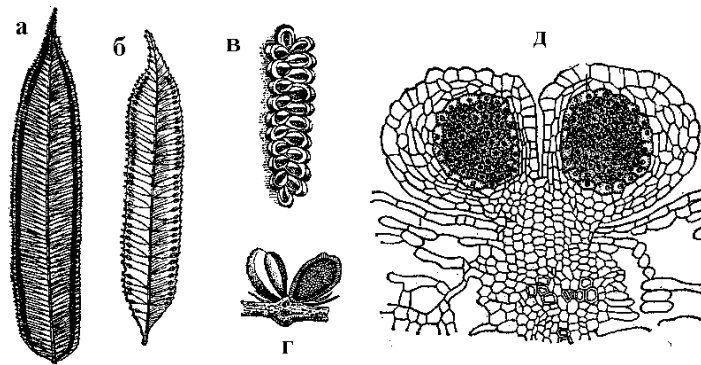


Рис.83. Мараттиевые папоротники. *Angiopteris*: а - фертильное перышко; в - сорус (вид сверху); г - сорус (поперечный разрез); д - спорангии (продольный разрез); *Marattia*: б - фертильное перышко.

Genus *Marattia* (Мараттия). Современный. Впервые появляется в триасе Средней Сибири и Средней Азии. В юрском периоде распространяется в Европе и на Кавказе. В настоящее время род содержит около 60 видов, обычных во всех тропиках планеты. Мараттии внешне похожи на представителей предыдущего рода, но имеют более мелкие размеры: высота растений 1-2 м, очень редко - до трех метров. Диаметр синтеломы до 20 см. Расположение спорангиев аналогичное тому, что известно у ангиоптериса. Особенностью мараттий является то, что спорангии срастаются в парные синангии, лежащие по обеим сторонам жилки и сросшимися между собой. Раскрывание синангия происходит двумя створками (сверху) и дополнительно - брюшной щелью (каждое из двух гнезд).

Genus *Archangiopteris* (Архангиоптерис). Современный. Род содержит около 10 видов, встречающихся в муссонных лесах Юго-Западного Китая, Тайваня и Северного Вьетнама. Небольшие папоротники с горизонтальным ползучим или косым дорсовентральным синтеломом. Вайи перистые с длинными черешками, покрыты щитовидно прикрепленными чешуйками. Расположение и строение спорангиев такое же, как у ангиоптериса.

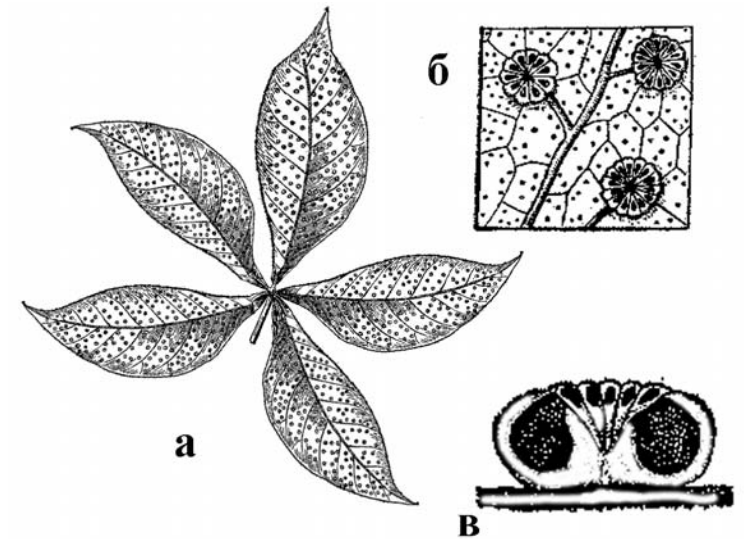


Рис.84. Кристенсия каштанolistная: а - пластинка вайи; б - синангии на нижней стороне пластинки вайи; в - синангий в разрезе.

Christensenia aesculifolia (Кристенсия каштанolistная). Современный. Принадлежит монотипному роду. Распространена в лесах Индии, Индонезии и Филиппин. Синтелом мясистый с двурядным расположением предпобегов. Вайи пальчатой формы, состоят из 3-5 цельных сегментов, прикрепленных короткими черешочками к главному длинному черешку (до 70 см), двукратно превышающему по длине пластинку вайи. Характерно сетчатое жилкование и округлые синангии, состоящие из 10-15 спорангиев. Располагаются синангии на анастомозах жилок по всей нижней поверхности пластинки вайи. Каждый спорангий вскрывается верхушечной щелью.

Genus *Danaea* (Данея). Современный. Впервые появляется с перми (район С.Двины). Из отложений триаса показана для Средней Сибири, Казахстана и Урала. В начале мелового периода встречается в Западной Сибири. В настоящее время около 30 видов встречаются в тропиках Америки. Вайи у данеи перистые, а иногда - цельные. У фертильных вай более длинные черешки и узкие сегменты. До 100 спорангиев срастаются в удлиненный, погруженный в бороздку синангий. Вскрытие гнезд синангия происходит с помощью верхушечной поры. Споры однолучевые.

CLASSIS POLYPODIOPSIDA

Появился, очевидно, в первой половине пермского периода палеозойской эры около 270 миллионов лет назад. Предковыми для полиподиевых папоротников являются ботриоптеридопсиды. Представители класса наиболее сложно организованные среди современных папоротников и характеризуются лептоспорангиальностью, различными типами вай, самыми совершенными видами спорангиев, различными типами спороношений, высоко организованной проводящей системой.

SUBCLASSIS OSMUNDIDAE

Группа примитивных папоротников, занимающих промежуточное положение между эуспорангиатными и лептоспорангиатными таксонами. Достаточно обособлен от всех подклассов полиподиопсид, очевидно, вследствие ранней дивергенции от остальных таксонов полиподиевых папоротников. Берут начало от примитивных ботриоптерисовых. Спорангии крупные, без кольца. В синтеломных корневищах относительно сильно развита кора при тонкой стеле. Тип проводящей системы - диктиостела, при этом флоэма окружает "сетчатую" флоэму в виде сплошного цилиндра. Представители известны по ископаемым остаткам с пермского периода.

Ordo Osmundales

Familia Osmundaceae

Крупные травянистые папоротники с соленостелическими синтеломами. Вайи перистые - четыреждыперистые. Разлит диморфизм в строении генеративных и вегетативных вай, при этом у отдельных представителей вайи могут быть монофункциональными, у других - бифункциональными. В последнем случае генеративные участки (на одной вайе) могут располагаться по отношению к вегетативным в верхней, средней или нижней части.

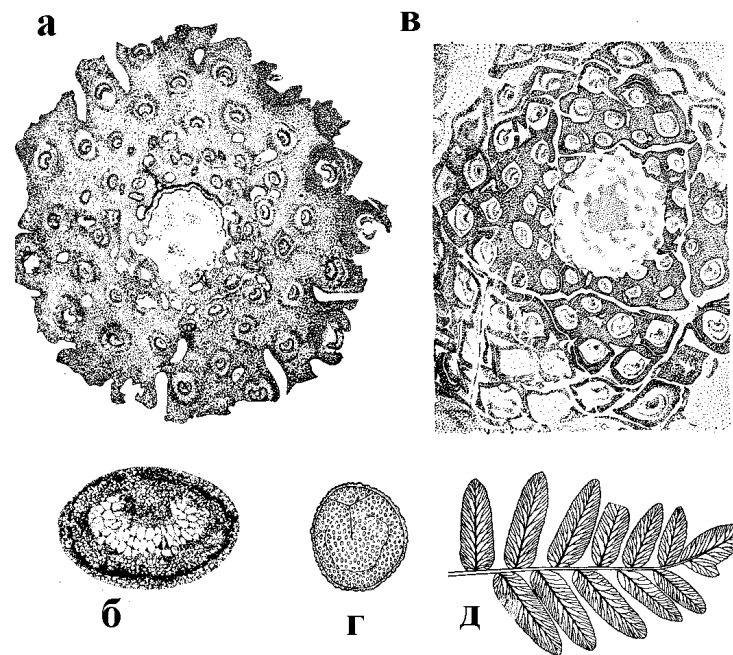


Рис.85. Ископаемые осмундовые. Zaleskya: а - поперечный разрез синтелома с "листовыми" следами; б - отдельный "листовой" след; Iegosipteris javorskii: в - поперечный срез синтелома с "листовыми" следами; Osmunda sp.: г - спора; Osmunda heeri: д - стерильное перо.

Genus Zaleskya (Залесский). Четырехвидовой род, встречавшийся в перми в пределах Южного Урала. Известен только по остаткам стволовидных синтеломов. Протостеличен. Ксилема из двух типов трахеид. В центральной части широкие, короткие трахеиды с сетчатыми утолщениями; на периферии - узкие, с многорядными лестничными утолщениями. Ксилема окружена сплошным цилиндром из паренхимного ксилемного влагалища, флоэмой, перициклом и эндодермой. Кора широкая: ее внутренняя часть паренхимная, внешняя - из толстостенных клеток. Листовые следы во множестве. По мере отхождения от проводящего цилиндра их форма меняется от овальной с мезархной ксилемой до подковообразной (вогнутая сторона адаксиальная - направлена к центру) с эндархной ксилемой.

Iegosipteris javorskii (Иегозиптерис Яворского). Встречался в верхней перми в Кузбасском регионе. В синтеломах хорошо развита наружная из толстостенных и внутренняя из тонкостенных прозенхиматических клеток коры. Черешки на поперечном срезе ромбические, вытянутые в тангенциальном направлении. Боковые края черешков оттянуты в стороны и состоят из тонкостенной ткани.

Palaeosmunda williamsii (Палеосмунда Вильямса). Встречалась в верхней перми в Австралии. Описана по ископаемым остаткам стволов (синтеломов). На поперечных срезах выделяется хорошо развитая сердцевина. Отхождение листовых следов от проводящего цилиндра сопровождалось листовым прорывом в кольце ксилемы, снаружи окруженной флоэмой.

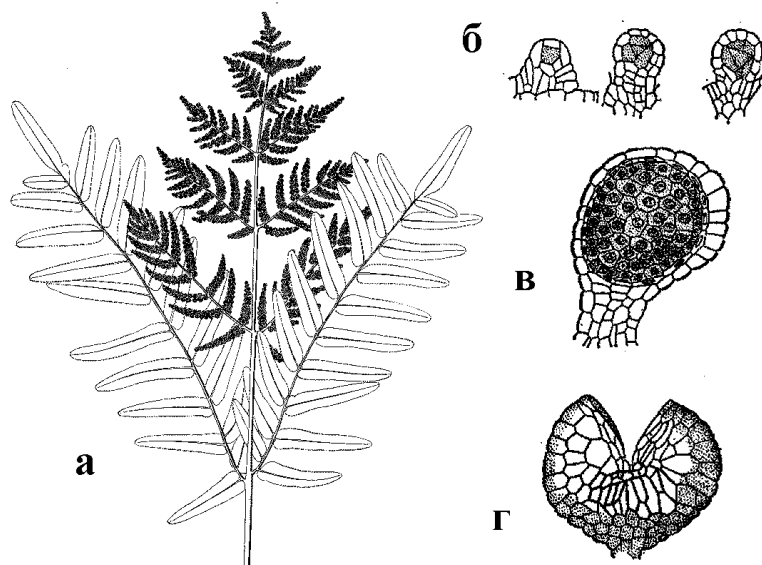


Рис.86. *Osmunda regalis*: а - верхушка генеративной вайи; б - по следователное заложение спорангия; в - спорангий (продольный разрез); г - вскрывшийся спорангий.

Genus *Osmunda* (Осмунда или Чистоуст). В роде известно 14 видов. Первые представители рода известны с палеогенового периода кайнозойской эры (около 40 миллионов лет назад). Пластинки вай яйцевидные или треугольно-яйцевидные, дваждыперисторассеченные. Перышки цельные, в основании черешковидно суженные, 3-8 см длиной. Жилкование сегментов вай перистое, боковые жилки дихотомически

разветвленные. Спорангии краевые. В западном полушарии осмунда встречается от Великих озер на севере до Аргентины на юге; в восточном полушарии от Норвегии и Сахалина до мыса Доброй Надежды, Южной и Юго-Восточной Азии. В России чрезвычайно редко встречаются два вида: в западной части - *O.regalis* (Осмунда королевская) - довольно крупное травянистое растение, достигающее 2 м высоты, спороносные сегменты в верхней части пластинки вайи; на востоке встречается *O.japonica* (Осмунда японская) - более мелкое растение (до 120 см высоты), генеративные вайи развиваются отдельно от вегетативных. *O.королевская* содержит дубильные вещества и используется для дубления кож, а также в народной медицине как вяжущее средство. Корневища (синтеломы) использовались в цветоводстве, в частности при выращивании орхидей.

Genus *Osmundastrum* (Чистоустник). Род близкий к предыдущему. Отличается широколанцетной формой пластинки вайи, небольшими (0,8-1,5 см длиной) перышками, в основании расширенными. В роде 6 видов, распространенных в Восточной Азии и Северной Америке. В России - 2 вида на Дальнем Востоке. *O.asiaticum* (Ч.азиатский) - массовый вид, встречающийся в лесах, на болотах, среди кустарников. Для него характерно разделение вай на генеративные и вегетативные, различающиеся по внешнему облику и функциям. Другой вид - *O.claytonianum* (Ч.Клайтона) - очень редкий вид, занесенный в "Красную книгу" России. Встречается в лиственных и смешанных лесах в Южном Приморье. Характеризуются тем, что генеративные вайи в верхней и нижней частях пластинки несут обычные вегетативные, стерильные сегменты.

SUBCLASSIS SCHIZEIDAE

Своеобразная, достаточно древняя группа папоротников. Известны с каменноугольного периода палеозойской эры. Представители подкласса характеризуются комплексом достаточно примитивных черт: одиночные спорангии расположены по краю пластинки, одновременно созревающие (симультанный тип); верхушечное поперечное кольцо, способствующее вскрытию спорангия, трехлучевые споры, дихотомическое жилкование в сегментах вай. Диморфизм в строении генеративных и вегетативных вай или их частей. Предковая группа - теделеевые ботриоптеридопсиды.

Ordo Schizeales

Характеризуется синдромом наиболее примитивных признаков в пределах подкласса.

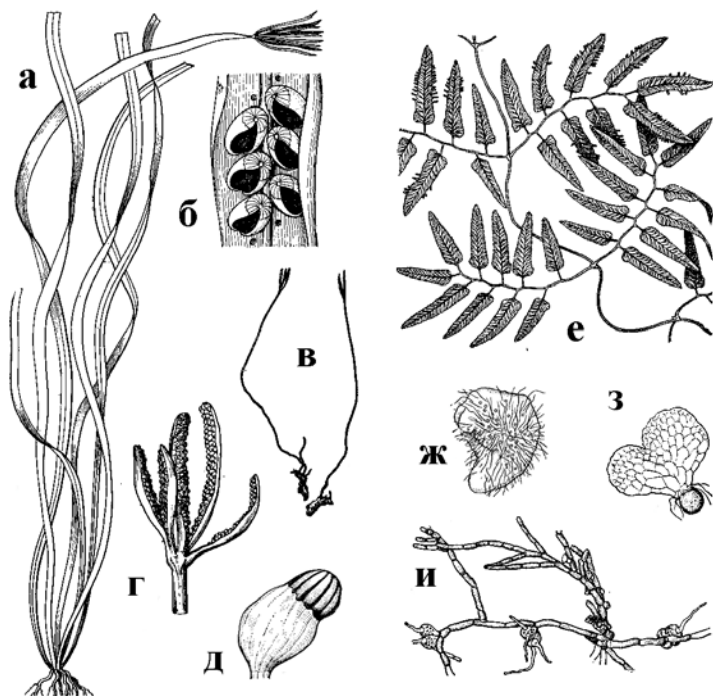


Рис.87. Схизейные папоротники. *Actinostachys digitata* (Актиностахис пальчатый): а - общий вид; б - часть пера со спорадиями; *Actinostachys macrofunda* (А. крупнобазальный): в - общий вид; г - спороносная часть вайи; д - спорангий; *Lygodium volubile* (Лигодиум вьющийся): е - часть вайи; гаметофиты: ж - актиностахиса, з - лигодиума, и - схизеи.

Familia Schizeaceae

Genus *Schizea* (Схизея). Современный многовидовой (около 35 видов) род. Известен с триаса. В меловом периоде распространен повсеместно. В настоящее время ареал рода охватывает Южную Африку, о.Святой Елены, Центральную и Южную Америку, Австралию, Тасманию, Новую Зеландию. Сегменты вай клиновидные или веерообразные, несколько дихотомически рассеченные, напоминают листья гинкговых. Спорангии маргинальные. Споры однолучевые. Гаметофиты нитевидные.

Genus *Actinostachys* (Актиностахис). Современный. Около 13 видов. Большею частью распространены в Индии, Шри Ланке, Новой Гви-

нее, Новой Каледонии, Австралии, на Мадагаскаре, в Южной и Центральной Америке. У генеративных вай фотосинтезирующая пластинка редуцирована до узкого крыла. Фертильные сегменты расположены терминально в виде мутовки или звезды (родовое название в переводе с греческого означает "лучеколосник"), в количестве трех и более. Спорангиеносные зоны располагаются на сегментах латерально и прикрыты краевым выростом - индузиальным флагом. Гаметофиты клубневидные.

Genus *Lygodium* (Лигодиум). Современный многовидовой род, включающий около 45 видов. Относительно широко распространен в тропиках и субтропиках от Новой Зеландии и Южной Америки до Японии и юго-востока США. Известен с триаса. В меловом периоде был распространен повсеместно. В третичном периоде ареал значительно сократился. Лиановидные папоротники. Лигодиум Мэррилла (*L.merrillii*) из Новой Гвинеи достигает 8 м длины. Жилкование дихотомическое, редко с анастомозами. Спорангии краевые, одиночные. Каждый спорангий покрыт выростом края пластинки. Споры трехлучевые. Гаметофиты сердцевидные. Родовое название в переводе с греческого означает "гибкий, извилистый" (по лиановидной форме папоротника).

Genus *Anemia* (Анемия). Современный многовидовой (около 90 видов) род. Впервые появляется в юрском периоде мезозойской эры в Англии, Австралии, Индии. В меловом периоде ареал дополнительно охватывает Европу, Прибайкалье, Приморье, Монголию, Китай, Сахалин. В настоящее время Анемия встречается только в тропической Америке, Африке, Индии, во Флориде, Техасе, на Мадагаскаре. Вайи от перистых до дваждыперистых. Спороносными могут быть только нижняя пара перьев. При этом пластинка редуцируется, а рахисы сильно удлиняются. Жилкование от открытого до сетчатого. Споры трехлучевые. Гаметофиты асимметричные. Родовое название в переводе с греческого означает "голый" - и дано по характерным, открыто расположенным спорангиям.

Ordo Pteridales

Порядок Птерисовых считается достаточно специализированным. Спорангии, вперемешку с парафизами, располагаются непрерывной или прерывистой линией вдоль края сегмента пластинки вайи, образуя так называемый ценосорус. Спорангии при этом прикрыты подвернутым краем пластинки. Индузий отсутствует. Созревание спорангиев неопределенное. Кольцо продольное. Споры трехлучевые или, редко, однолучевые. Жилкование дихотомическое. Проводящая система - солелусть. Корневищеподобные синтеломы покрыты чешуями, реже волосками.

Familia Adiantaceae

Некрупные наземные папоротники. Синтелом в виде корневища, соленостелический, покрыт матовыми чешуями. Черешки вай темные, блестящие. Пластинка вай одиножды - четыреждыперистая. Сегменты последних порядков обратнойяцевидные, трапециевидные или клиновидные. Сорусы расположены около края пластинки вдоль жилок и прикрыты завернутым краем листовой пластинки. Жилкование дихотомическое, реже с анастомозами.

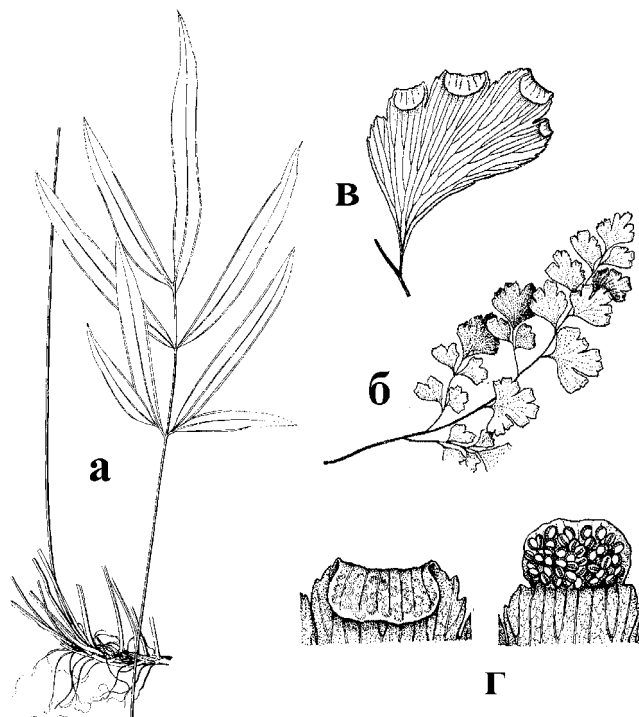


Рис.88. Представители порядка птерисовых. *Pteris cretica*: а - общий вид; *Adiantum capillus-veneris*: б - верхняя часть вайи; в - перышко; г - спороносная часть сегмента.

Adiantum capillus-veneris (Адиантум венерин волос). Современный. Принадлежит относительно многовидовому роду (более 300 видов). Встречается в приатлантической Европе, Средиземноморье, Иране, на Кавказе, в Крыму и в Средней Азии. Растет в горах у водоемов, на содержащих известь субстратах. Как и для всех других предста-

вителей рода, характеризуется тонкими, ползучими, чешуйчатыми корневищеподобными синтеломами. У Адиантума венерина волоса они подземные. Вайи средних размеров: 25-40 см длиной. Пластинка вайи яйцевидная или продолговато-яйцевидная, дваждыперистая. Листовая пластинка обладает водоотталкивающими свойствами. Один из самых распространенных папоротников в комнатной культуре.

Adiantum pedatum (Адиантум стоповидный). Современный. Встречается в Северной Америке, Японии, Китае, Тибете, Гималаях, на российском Дальнем Востоке. Растет в лиственных и смешанных лесах. Высота до 80 см. Черешки 20-40 см. Пластинка вайи от основания разделена на две веерообразные, дваждыперисторассеченные части. Сегменты последнего порядка многочисленные, тонкие (иногда полупрозрачные), сильно асимметричные, обычно 1-2 см длиной.

Familia Hemiitidaceae

Большей частью тропическое и субтропическое семейство. Включает 21 род и около 100 видов. Спорангии располагаются вдоль жилок, на сорусы дифференцированы нечетко. Синтеломы корневищевидные, укороченные, вертикальные, покрыты матовыми чешуями. Черешок с двумя сосудистыми тяжами.

Coniogramme intermedia (Кониограмма средняя). Современный. Встречается в Юго-Восточной и Южной Азии, на российском Дальнем Востоке: Сахалин, Приморье, южные Курильские острова. Растет в лиственных и смешанных лесах. Синтелом длинный, утолщенный (около 4-6 мм в диаметре). Вайи одиночно расположенные, до 1 м высотой. Пластинки одиножды - дваждыперистые, яйцевидные, в 1,5-2 раза длиннее ширины, около 30-70 см длиной, голые. Сегменты последнего порядка цельные, ланцетные, 5-20 см длиной, 1-3 см шириной, по краю мелко- и остропильчатые.

Genus *Hemionitis* (Хемионитис). Современный. Включает 6-8 мезофильных тропических видов. Встречается в Америке и (один вид) в Азии. Жилкование сетчатое. Спорангии густо располагаются вдоль жилок, образуя характерную сеточку. Синтеломы корневищевидные, чешуйчатые. Вайи простые (не перистые). У *H. palmata* (Хемионитиса дланевидного) из Америки пластинка вайи пальчато-лопастная. Может вегетативно размножаться особыми почками, располагающимися вдоль края пластинки стерильных вай. Различные виды Хемионитиса часто культивируются в оранжереях.

Familia Sinopteridaceae

Синтеломы в виде укороченных корневищ, соленостелические. Черешок вайи в нижней части покрыт матовыми чешуями. Краевой це-

носорус прикрыт почти завернутым краем пластинки вайи. В семействе 15 родов и около 250 видов.

Cheilanthes argentea (Краекучник серебристый). Современный. Встречается в Южной Сибири, Южной и Юго-Восточной Азии. Довольно многочисленные (около 150 видов) представители рода *Cheilanthes* встречаются по всему земному шару в горных областях. Краекучники - небольшие папоротники с кожистой пластинкой вайи, снизу покрытой мучнистым опушением и часто от них беловато-серебристым. Краекучник серебристый достигает 25 см высоты. Пластика вайи в 1,5-4 раза короче черешка, по форме пятиугольные, дваждыперистораздельные, снизу белые от густого опушения.

Genus *Pellaea* (Пеллея). Современный. Представители рода Пеллея - около 80 видов - встречаются в аридных и горных областях обоих полушарий. Наибольшее видовое богатство пеллей сосредоточено в Южной Америке и Южной Африке. Пеллеи - ксероморфные папоротники. Вайи перистые или многократноперистые, кожистые; перья темно-зеленые, сверху голые, снизу покрыты беловатым налетом. Один из видов - пеллея круглолистная (*P. rotundifolia*) - широко распространена в оранжерейной культуре. У растений вайи однократно перистые, 25-30 см длиной. Перья продолговатые, цельнокрайние, голые, кожистые. В природе встречается по берегам рек в Новой Зеландии.

Familia Cryptogrammaceae

Небольшие растения с горизонтальными или приподнимающимися синтеломами в виде корневищ. Вайи диморфные: генеративные незначительно по внешнему виду отличаются от вегетативных. Пластика вайи яйцевидная или треугольная, дважды-четыреждыперистая. Концы жилок стерильных сегментов нередко вздутые на концах. В семействе 1 род и 5 видов. Встречаются в горных районах умеренных областей северного полушария. Произрастают на каменистых россыпях и тенистых, влажных скалах.

Cryptogramma stelleri (Криптограмма Стеллера). Современный. Встречается в Южной Сибири, Монголии, Гималаях, Китае, Японии, Северной Америке. Синтелом ползучий, удлинённый, подземный. Вайи до 12 см высотой, одиночно располагающиеся на синтеломе. Черешок более или менее равен пластинке. Сегменты последнего порядка ланцетные, 1-1,5 см длины, по краю слабогородчатые. У Криптограммы гребенчатой (*C. crispa*) синтелом в виде укороченного корневища, поэтому вайи скучены пучком. Этот вид Криптограммы распространен в Европе, Северной Америке, изолированный фрагмент ареала известен на севере Западной Сибири.

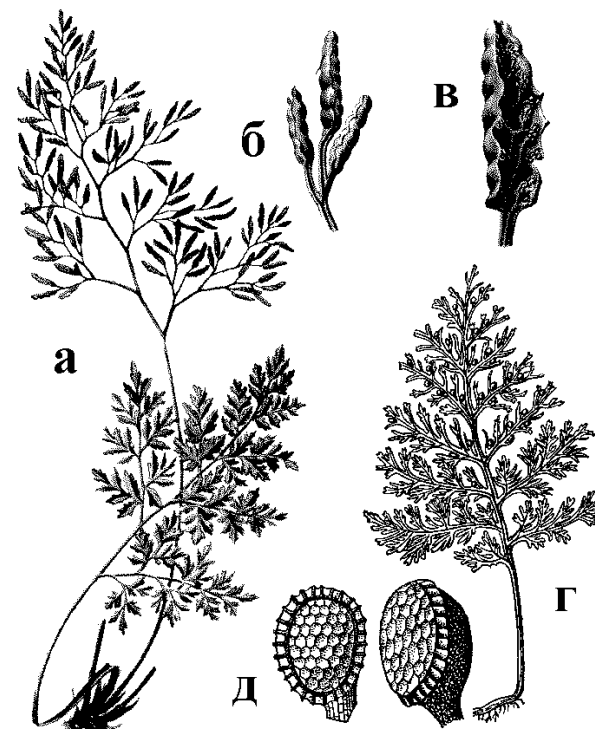


Рис.89. *Cryptogramma crispa*. а - общий вид растения с генеративной и стерильной вайями; б - спороносные сегменты; в - спорангии на нижней стороне сегмента; *Hymenophyllum dilatatum* (Гименофиллум расширенный): г - общий вид; д - спорангии с косым кольцом.

Familia Pteridaceae

Синтеломы в виде корневищ соленостелические и диктиостелические, покрыты матовыми бурыми чешуями. Спорангии собраны в ценосорус у края листовой пластинки. Черешки с одним V-образным пучком. В семействе около 12 родов и 300 видов. Распространены в тропических и субтропических странах обоих полушарий.

Pteris cretica (Птерис критский). Современный. Описан с о.Крит. Встречается на Кавказе, в Средиземноморье, Малой Азии. Иране, Крыму, Китае, Японии. Произрастает на скалах, в горных лесах. Вайи 15-30 см длиной и 10-20 см шириной, перисторассеченные. Сегменты в числе 2-6 пар, линейно-продолговатые. Сегменты нижней пары разделены на

2-3 доли. Один из наиболее распространенных в комнатной и оранжерейной культуре папоротников.

Familia Ceratopteridaceae

Водные или водно-болотные папоротники, распространенные в тропических и субтропических районах планеты. Подводные или свободно плавающие растения. Жизненный цикл укороченный: один год или несколько больше. Спорангии одиночные, располагаются рядами вдоль краевых жилок в сегментах последнего порядка.

Ceratopteris thalictroides (Цератоптерис василистниковый). Современный. Встречается в тропических и субтропических районах Земли. Вайи до 50 см длиной, собраны розеткой, многократно перисто рассечены, внешне напоминают листья моркови. В мезофилле пластинок вай имеются многочисленные воздушные полости. Относится к группе живородящих папоротников: между сегментами пластинки образуются выводковые почки.

SUBCLASSIS HYMENOPHYLLIDAE

Достаточно разнородная в отношении степени примитивности либо эволюционной продвинутости группа папоротников. Наблюдается различный характер развития синтеломы: от развитого плагиотропного до редуцированного ортотропного у некоторых “короткорневищных” папоротников. Спорангии собраны в грачатные сорусы и имеют поперечное, косое или продольное кольцо. Созревание спорангиев - базипетальное. Индузий обычно хорошо развит. Споры трехлучевые или однолучевые. Происходят, вероятно, от вымерших псаликсохленовых ботриоптеридопсид.

Ordo Hymenophyllales

Небольшие папоротники. Пластинка вай тонкая, часто состоит из одного слоя клеток, без устьиц. Синтелом в виде корневища с протестелической проводящей системой, голый. Жилкование равно- или неравнодихотомическое, редко - перистое. Сорусы маргинальные или терминальные. Кольцо спорангиев косое или поперечное. Индузий двулопастный или трубчатый. Споры трехлучевые. Почти все представители чрезвычайно влаголюбивы. Около 700 видов порядка распространены преимущественно в тропических и субтропических областях планеты. Несколько видов проникает в северные умеренные широты. Горные и лесные представители осваивают чаще всего напочвенные и скальные местообитания, а также стволы и ветви крупных деревьев (эпифиты). Произрастают, как правило, совместно с разнообразными видами мхов. По-

являются в истории Земли с каменноугольного периода палеозойской эры.

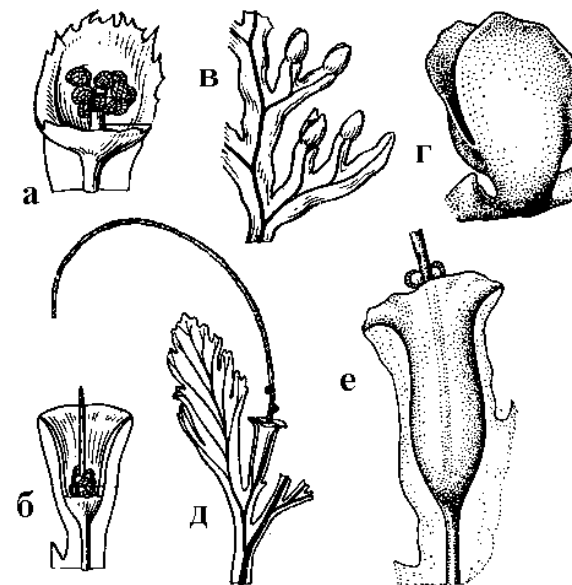


Рис.90. Короллы гименофилловых. *Hymenophyllum* (различные виды): а - *H. barbatum*; в - *H. osmundoides*; г - *H. peltatum*; *Trichomanes* (различные виды): б - *T. minutum*; д - *T. dentatum*; е - *T. venosum*.

Familia Hymenophyllaceae

Genus *Hymenophyllum* (Гименофиллум). Современный. Около 350 видов. Характеризуется двулопастным индузием, напоминающим по форме раковину двустворчатого моллюска. Ложка соруса короткое, имеет ограниченный рост. Вайи небольшие, обычно несколько сантиметров в длину. Наиболее крупные вайи у *Hymenophyllum pulcherrimum* (Гименофиллум прекраснейший) достигают размеров 60 см. Спорангии крупные, содержат до 512 спор. Гаметофит лентовидный. Родовое название в дословном переводе означает “пленчатolistник”. На российском Дальнем Востоке (Приморье, Сахалин, Курильские острова) встречается один из видов *H. wrightii* (Г. Райта; другое латинское название *Metodium wrightii*). Размеры вай растения - 3,5 см. Растет в хвойных и смешанных лесах на затененных скалах и крупных камнях, изредка на стволах деревьев. Ареал - восточноазиатско-североамериканский.

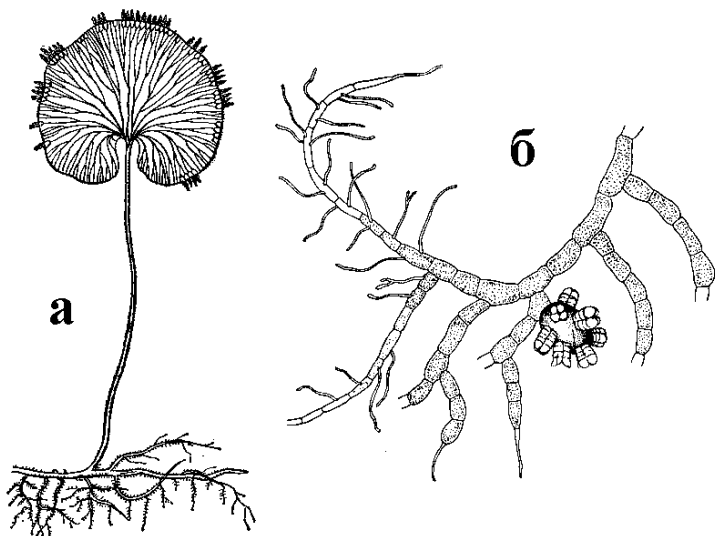


Рис.91. Представители рода *Trichomanes*. а - спорофит трихоманеса почковидного (*T.reniforme*); б - гаметофит трихоманеса двугубого (*T.bilabiatum*).

Genus *Trichomanes* (Трихоманес). Современный. Около 350 видов. Характеризуется трубчатым индузием. Ложе соруса длинное, нитевидное благодаря наличию базальной меристемы. У *Trichomanes goebelianum* (Трихоманес Гебеля) отмечены рекордно малые размеры вай среди папоротников - всего 3-4 мм. Спорангии мелкие, содержат до 64 спор. Гаметофит нитевидный. В России на Дальнем Востоке (Приморье) встречается *T.minutus* (Т.маленький; другое латинское название - *Gonosormus minutus*). Вайи небольшие, до 2,5 см высоты. Пластинка округло-почковидная, неправильнопальчатолопастная или пальчатораздельная. Встречается также в Гималаях, Южной и Юго-Восточной Азии, на о.Ява. Растет на затененных скалах, крупных камнях, пнях, стволах деревьев.

Ordo Cyatheales

Крупные древовидные, сифоностелические и диктиостелические папоротники. Вайи дважды-, триждыперистые, на нижней поверхности густо покрыты чешуями различного типа. Сорусы округлые, с покрывальцем или без него. Споры трехлучевые. Кольцо спорангиев косое. Появились на Земле в юрском периоде мезозойской эры.

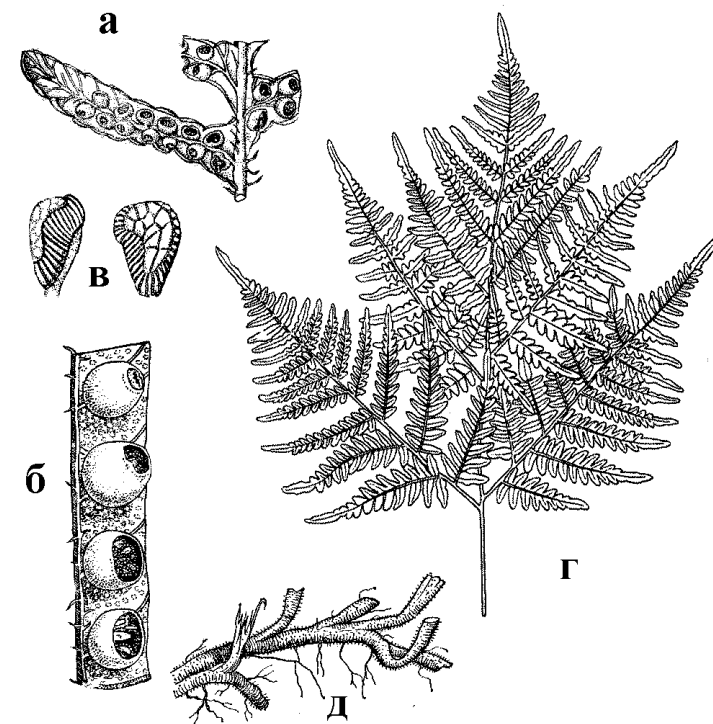


Рис.92. *Cyathea elegans* (Циатея элегантная): а - фертильный сегмент; б - сорусы; в - спорангии; *Pteridium aquilinum*: г - пластинка вай; д - синтелом.

Familia Cyatheaceae

Тропическое семейство. Охватывает несколько современных родов: *Cyathea*, *Alsophila*, *Nephelea*, *Trichipteris*, *Cnemidaria* и более 600 видов.

Genus *Cyathea* (Циатея). Современный род, охватывающий около 110 видов. Представлен в тропических областях Старого и Нового Света. Наибольшее видовое разнообразие во влажных горных тропических районах. На север проникает до Южной Японии; на юге - до субантарктических Окландских островов, Капской области (Южная Африка) и Огненной Земли. Отдельные представители древовидных циатей достигают в высоту более 20 м. Проводящая система диктиостелическая. Отдельные меристелы (пучки) окружены склеренхимой и особыми кубическими клетками, содержащими кристаллы. В паренхиме коры ствола и

черешков имеются слизистые мешки. Главный рахис пластинки вайи в месте отхождения сегментов с участками воздухоносной ткани овальной формы (аэрофоры или пневматоды). Чешуи, покрывающие вайи, окаймленные, не покрыты щетинками. Спорангии вперемешку с парафизами собраны в сорусы. Покрывальце разных типов.

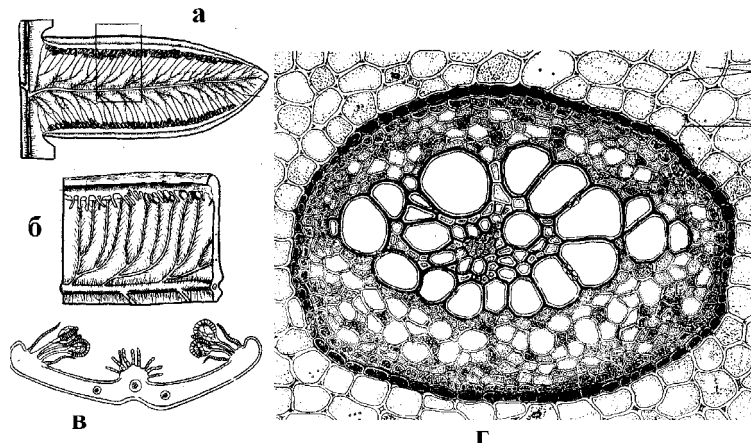


Рис.93. *Pteridium aquilinum*: а - фертильный сегмент; б - часть фертильного сегмента; в - поперечный разрез фертильного сегмента; г - анатомическое строение меристелы на поперечном срезе.

Некоторые виды, например *Cyathea medullaris* (Циатея сердцевинная), в Новой Зеландии, Тасмании и на островах Тихого океана используется в пищу местным населением.

Ordo Dicksoniales

Разнообразные по типу жизненных форм папоротники, близкородственные циатейным. Характеризуются отсутствием чешуйчатых покровов и своеобразными двустворчатыми (большей частью, особенно у примитивных представителей порядка) покрывальцами сорусов.

Familia Dicksoniaceae

Тропические, в основном древовидные папоротники. Включают четыре современных рода: *Dicksonia*, *Cystodium*, *Culcita*, *Cibotium*. Наиболее типичные двустворчатые индузии: наружная створка образуется из видоизмененного края пластинки вайи, а внутренняя представляет собой настоящее покрывальце, прирастающее своим основанием к приподнятому ложу соруса.

Genus *Dicksonia* (Диксония). Род представлен 25 видами, распространенными в Новой Гвинее, Восточной Австралии, тропической Америке, Новой Зеландии, Тасмании, на островах Малайского архипелага, Тихого океана и Святой Елены, Филиппинах. Растут в горных лесах, влажных ущельях, изредка - в сухих местообитаниях. Поднимаются до абсолютной высоты 3000 м. Иногда образуют папоротниковые джунгли и рощи. Древовидные папоротники 4-6 м, иногда до 15 м высоты. Стволы густо покрыты придаточными корнями, переплетающимися с отмершими черешками вай. Вайи дважды-, триждыперистые, образуют на верхушке ствола пальмовидную крону. Черешки и рахисы разных порядков покрыты волосками.

Genus *Cibotium* (Циботиум или циботиум). В роде насчитывается 10-15 видов, встречающихся в тропических лесах Азии, Филиппин, а также на Гавайских островах, в Центральной Америке и Мексике. Древовидные папоротники с прямым, редко полегающим стволом. Черешки вай, рахисы и особенно верхушка ствола с зачатками предпобегов, густо покрыта защитным толстым покровом из длинных мягких волосков. Молодые вайи циботиумов и сердцевина стволов имеют важное пищевое значение для местного населения.

Familia Hypolepidaceae

Большей частью тропическое и субтропическое семейство восточного полушария. Включает 6 родов и около 100 видов. Крупные растения с горизонтальным сифоностелическим или диктиостелическим синтеломом в виде корневища. Вайи дважды-, четыреждыперистые. Сорусы краевые, образующие ценосорус, с внутренней стороны прикрыты индузием, с внешней завороченным краем пластинки вайи.

Pteridium aquilinum (Орляк обыкновенный). Один из самых распространенных папоротников Земли. Встречается на всех континентах, кроме Антарктиды. Чрезвычайно изменчив и в разных регионах представлен особыми географическими расами - подвидами. Произрастает в светлых смешанных лесах, а также в сосняках, темнохвойной горной тайге, на лесных полянах, по берегам рек, на остепненных лугах и др.

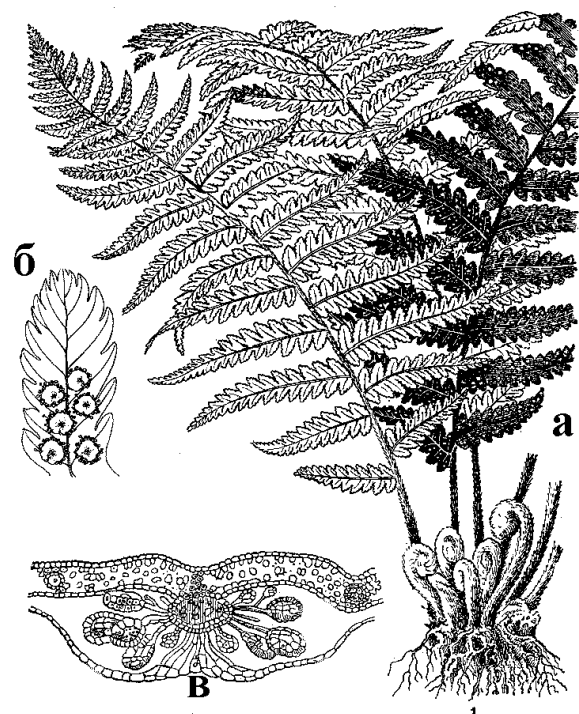


Рис.94. *Dryopteris filix-mas*: а - общий вид; б - фертильный сегмент с сорусами; в - разрез через сорус.

Для орляка характерны длинные подземные синтеломы (“корневища”), черно-бурые, 1-1,5 см в диаметре. Глубина их залегания от 5 до 60 см. Возраст синтеломов, определенный по оставшимся, неразложившимся частям, составляет более 50-70 лет. Вайи 30-200 см высотой, а в тропиках - до 4 м высотой. Примерно половину высоты вайи занимает черешок, а еще половину - крупная треугольная или яйцевидная пластинка. Молодые вайи более или менее густо покрыты коричневыми или белыми волосками; имеют промышленное пищевое значение. В Японии выращивается в культуре. В некоторых регионах - злостный сорняк, засоряет пастбища, ядовит⁴ для скота. Используется в народной медицине, имеет техническое применение.

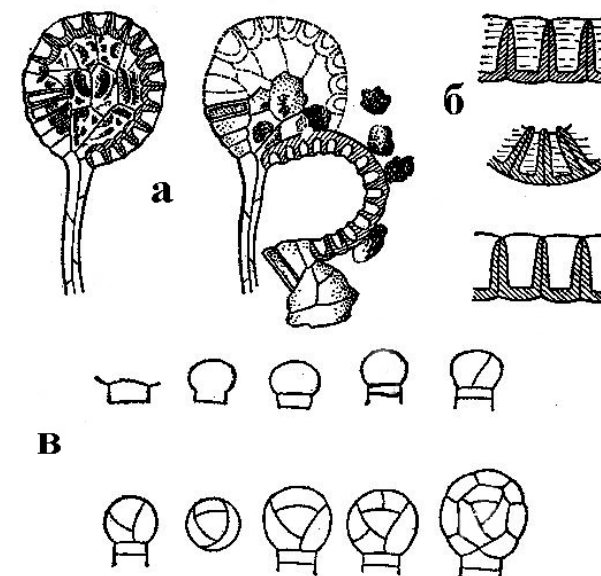


Рис.95. *Dryopteris filix-mas*: а - спорангии; б - строение кольца спорангия на различных стадиях созревания; в - заложение спорангия.

Ordo Dryopteridales

Один из наиболее специализированных и богато представленных (количественно и по видовому составу) порядков. По некоторым представлениям связан в своем происхождении с циатейными папоротниками либо с гораздо менее специализированными гименофилловыми. Это небольшие или средних размеров папоротники, распространенные по всей планете. Встречаются в различных экотопах: лесах, высокогорьях, на болотах, на скалах, в качестве эпифитов и т.д. Спорангии собраны в разнотипные сорусы на нижней стороне пластинки вайи. Сорусы с покрывальцем или без него (по-видимому, это вторичное явление). Спорангии с продольным кольцом, созревают в сорусе базипетально. Споры однолучевые. Представлены “короткокорневищными” и “длиннокорневищными” травянистыми жизненными формами. Жилкование сетчатое.

Familia Dryopteridaceae

Семейство, охватывающее по последним данным (Цвелев, 1991) 52 рода и около 1000 видов, встречающихся в тропических и умеренных

областях Евразии, Америки и Африки. Представители произрастают в лесах, на скалах, в высокогорных сообществах. “Короткокорневищные”, розеточные (со сближенными вайями), диктиостелические папоротники. Вайи дважды-, триждыперисторассеченные кожистые или травянистые. Сорусы с щитковидным или подковообразным индуизем.

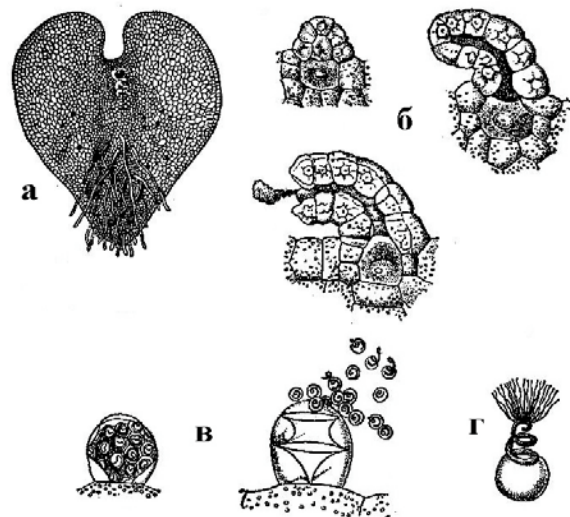


Рис.96. *Dryopteris filix-mas*: а - гаметофит; б - архегоний на разных этапах развития; в - антеридий на разных этапах развития; г - сперматозоид.

Genus *Dryopteris* (Щитовник). Современный. Более 220 видов, в основном лесных или петрофильных. Наибольшее видовое разнообразие в умеренной полосе северного полушария, единично - в Южной Америке и Африке. Характеризуется подковообразными или почковидными индузиями и светло- или ярко-зелеными травянистыми пластинками вай.

Наиболее распространенным видом в умеренной полосе северного полушария является *Dryopteris expansa* (Щитовник расширенный). Вайи до 1 м высоты. Черешок длинный, почти равен пластинке вайи, покрыт многочисленными ланцетно-яйцевидными буроватыми или темными чешуями. Пластинка вайи яйцевидной формы, к основанию не суженная, триждыперисторассеченная. Также широко распространен близкий вид *D. carthusiana*. Отличается от предыдущего формой пластинки вайи и базальными сегментами.

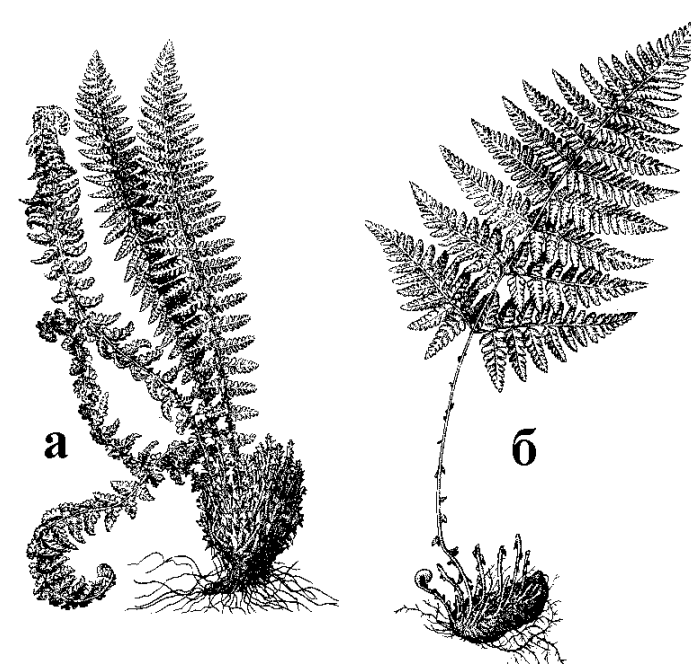


Рис.97. Виды щитовника: а - *Dryopteris fragrans* (Щ.пахучий); б - *Dryopteris carthusiana* (Щ.шартрский).

Dryopteris filix-mas (Щитовник мужской) довольно редок. Вайи продолговато-ланцетные, короткочерешковые, дваждыперистые. Произрастает в широколиственных, смешанных и темнохвойных лесах. Встречается в Европе, на Кавказе, в Южной Сибири, Средней Азии, Северной Америке. Сибирские местонахождения щитовника мужского представлены остаточными фрагментами ареала, изолированными от основных мест произрастания вида обширными разрывами (дизъюнкциями). В Сибири *Dryopteris filix-mas* является неморальным реликтом третичного периода кайнозойской эры.

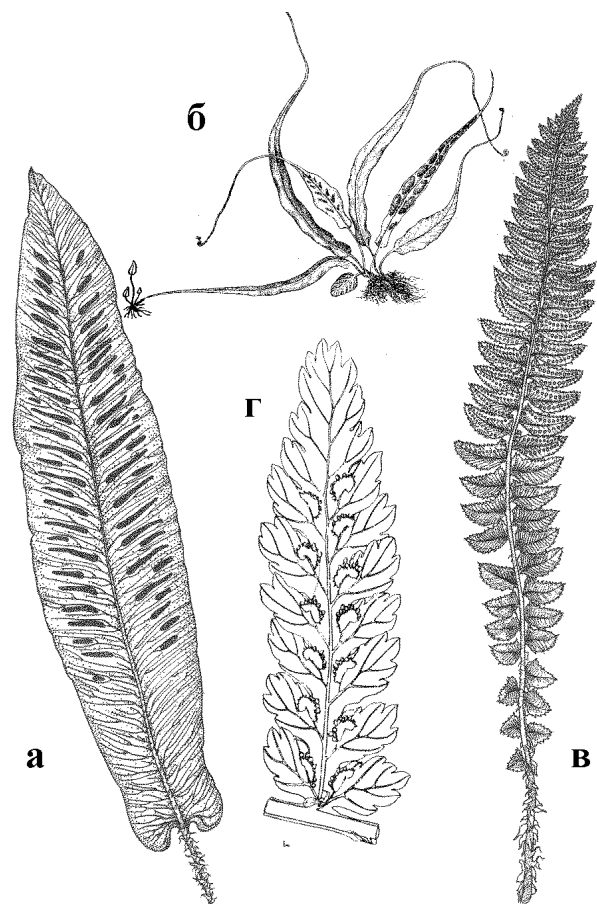


Рис.98. Гименофиллиды: а - *Phyllitis japonica* (Листовик японский) - пластинка вайи; б - *Camptosorus sibiricus* (общий вид); в - фертильная вайя *Polystichum lonchitis* (Многорядник копьевидный); г - фертильный сегмент *Athyrium filix-femina*.

Genus *Polystichum* (Многорядник). Современный. Около 200 видов, распространенных в тропических, субтропических и умеренно теплых зонах Земли. Произрастают в лесных и петрофитных (каменистых) экотопах. Индузий щитковидный, пластинки вай темно-зеленые, кожистые.

Polystichum braunii (Многорядник Брауна). Вайи продолговато-ланцетовидные, дваждыперистые, блестящие. Черешок и рахис густо

покрыты буроватыми чешуйками. Очень редкий, в условиях Сибири - реликтовый вид. Характеризуется прерывистым распространением. Крупные фрагменты ареала вида расположены в Европе, Восточной Азии и Северной Америке. В Сибири почти все местонахождения приурочены к Алтаю и Западному Саяну. Произрастает в черневых пихтово-кедровых (*Abies sibirica* + *Pinus sibirica*) горных лесах.

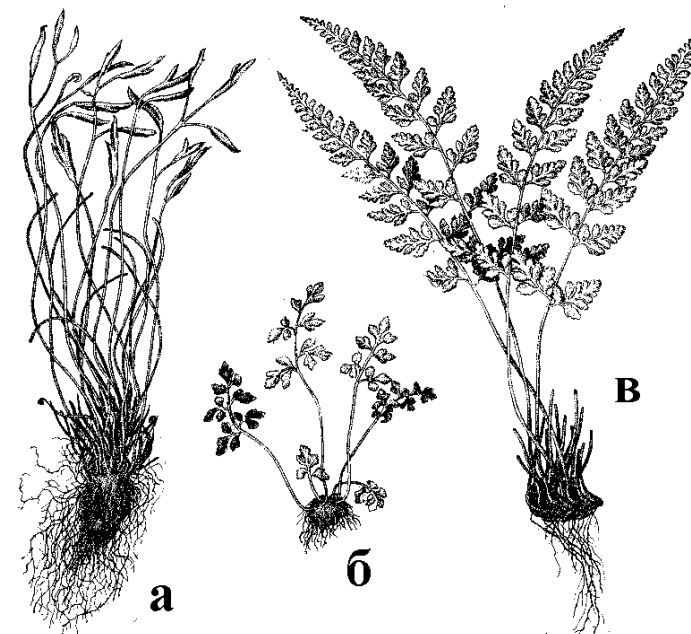


Рис.99. Сибирские костенцы: а - *Asplenium septentrionale* (К.северный); б - *A.rutamuraria* (К.постенный); в - *A.sajanense* (К.саянский).

Familia Aspleniaceae

Семейство охватывает 9 родов и около 700 видов, распространенных большей частью в тропических и субтропических областях Земли. Значительно реже встречаются в умеренно теплых зонах. Синтелом в виде укороченного вертикального корневища, покрыт жесткими сетчатыми чешуями. Сорусы эллиптические или линейные, с индузием или без него.

Genus *Asplenium* (Костенец). Наиболее крупный род, охватывающий около 97% всех видов семейства (около 700). Синтеломы укороченные, прямостоячие, покрыты темными, удлиненно-треугольными, ли-

нейно-ланцетными или нитевидными чешуями. Вайи скучены в розетку. Сорусы эллиптические или линейные, расположены с одной стороны от боковых жилок, косо по отношению к средней жилке (рахису) и прикрыты индузием. В основании черешков вай - два проводящих пучка, которые выше сливаются в один Х-образный. В Сибири встречается 7 видов. *Asplenium ruta-muraria* (Костенец почтовый) - самый распространенный в регионе костенец. Вайи небольшие 1-5 см, редко до 10 см, трижды-, четыреждыперистые. Черешки равны или длиннее пластинки. Один из немногих ксерофильных скальных папоротников. Предпочитает известняки, иногда поселяется на каменных стенах домов. Распространен по всем регионам северного полушария. *Asplenium sajanense* (Костенец саянский) - наоборот один из самых редких на планете. Крупнее предыдущего вида. Вайи 10-18 см длины, дважды-, триждыперистые. Черешки вдвое короче пластинки, голые, лоснящиеся, бурые. Встречается только по северным склонам Западного Саяна (два местонахождения) и Кузнецкого Алатау (одно местонахождение). Произрастает на каменистых склонах в темнохвойных субальпийских редколесьях.

Camptosorus sibiricus (Кривокучник сибирский). Небольшой папоротник с не рассеченными перисто вайями. Пластинка вайи ланцетная, на верхушке утончающаяся в нитевидное образование, заканчивается укореняющейся почкой. Основной ареал охватывает Юго-Восточную Азию. В Сибири - реликт третичного возраста, известен из локальных, изолированных местонахождений. Поселяется на карбонатных, затененных, мшистых скалах, осыпях. В Красноярском крае известно два местонахождения: заповедник "Столбы" и в Западном Саяне по р.Тайгиш (Каратузский р-н). Близкий вид рода встречается в Северной Америке.

Genus *Phyllitis* (Листовик). Включает 4 вида, распространенных в северном полушарии. В систематическом отношении близок к роду Костенец. Цельными, не рассеченными пластинками вай похож на предыдущего представителя, в отличие от которого не имеет укореняющихся верхушечных почек, является более крупным - размеры до 40-60 см. Сорусы различной длины, расположены попарно, супротивно и сближенно, образуя сдвоенные сорусы. Один из самых обычных видов - *Phyllitis scolopendrium* (Листовик сколопендровый). Распространен в Европе и Северной Америке. Встречается в лесах, чаще на затененных скалах. Близкий вид - *Phyllitis japonica* встречается на юге Дальнего Востока, Сахалине, в Восточной Сибири и Японии.

Familia Athyriaceae

Семейство охватывает 24 рода и более 500 видов, распространенных по всему земному шару, исключая пустыни и большую часть Арктики. Синтелом в виде горизонтального корневища, диктиостелический, покрыт темно-красными чешуями. Черешки вай с выемкой на адаксиальной стороне, снабжены двумя сосудистыми пучками. Сорусы с индузием или без него.

Genus *Athyrium* (Кочедыжник). Политипный род, включающий более 200 видов. Кочедыжники встречаются в умеренно теплых, субтропических и тропических районах Земли. Как правило, это лесные, реже - болотные или скальные многолетние растения от 30 до 150 см высотой. Корневищеподобный синтелом укороченный, покрыт широколанцетовидными чешуями. Вайи дважды-, четыреждыперистораздельные с широколанцетной или овальной пластинкой. В России большее всего видов кочедыжников (около десяти) на Дальнем Востоке. В Красноярском крае 2-4 вида. Один из них - Кочедыжник альпийский (*Athyrium alpestre*) встречается только в горах юга Сибири (в пределах края). Другой вид - *Athyrium filix-femina* (Кочедыжник женский) встречается значительно чаще. Он распространен в различных лесах, иногда на болотах от южных границ края и до широты р.Ангара. Кроме Сибири этот вид встречается в Европе, Северной Африке, Восточной Азии. Кочедыжник женский очень полиморфный вид, и некоторыми авторами в границах таксона выделяются еще Кочедыжник китайский (*A.sinense*), который по распространению тяготеет к Восточной Азии, и Кочедыжник Мономаха (*A.monomachii*) с аналогичным распространением. Для кочедыжника женского и близких видов характерны крупные дважды-, триждыперистые пластинки вай, вытянутые сорусы в виде подковы, крючка или запятой, покрытые идентичной формы индузием. Индузий прикрепляется одним краем, свободный край реснитчатый.

Genus *Cystopteris* (Пузырник). Небольшой род, включающий около 20 видов. Распространение большей частью в пределах северного полушария, где пузырники тяготеют к горным регионам тропических, субтропических и холодных областей. Чаще всего это лесные, скальные и высокогорные папоротники. Размеры растений небольшие - в пределах 10-35 см. Синтелом в виде укороченного или удлиненного черноватого корневища. Пластинка вай дважды-трижды перистая, яйцевидная, линейно-ланцетная или треугольная. Черешок длиннее или короче пластинки. Сорусы округлые, индузий пленчатый, в виде колпачка.

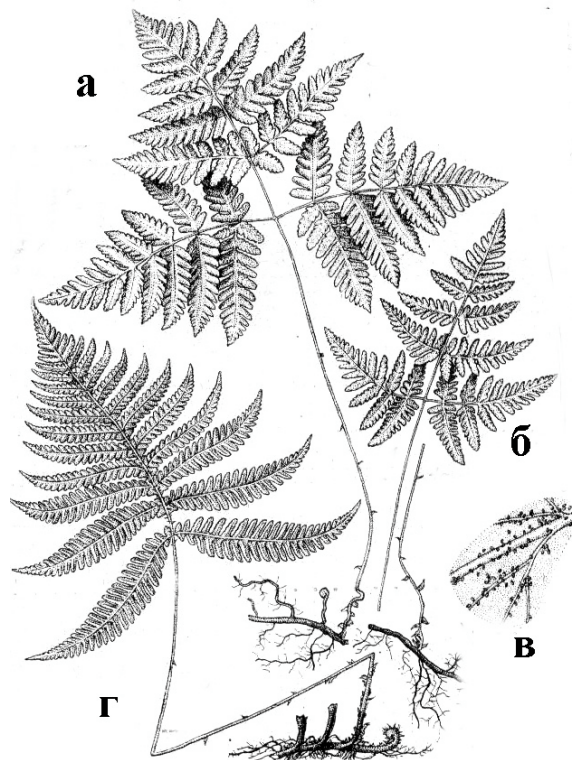


Рис.100. Сибирские гимнофиллиды: а - *Gymnocarpium dryopteris*; б - *Gymnocarpium jessoense* (Голокучник иезский); в - железки на нижней стороне сегмента Голокучника иезского; г - *Phegopteris connectilis*.

Самым распространенным в России пузырником является *C. fragilis* (П.ломкий). Произрастает на тенистых скалах от крайнего востока до запада. За пределами России известен из Северной и Южной Америки, Африки и Австралии. В Красноярском крае ареал этого папоротника в виде двух локальных областей: первая охватывает всю южную часть территории, вторая - островная у Полярного круга. Значительно более редки пузырник Дайка (*C. dickiana*), тяготеющий к высокогорным районам, и реликтовые (для условий Сибири) лесные напочвенные П.судетский (*C. sudetica*) и П.горный (*C. montana*).

Genus *Diplazium* (Диплазиум). чрезвычайно полиморфный род, охватывающий около 400 видов. Большинство это тропические и суб-

тропические растения. В России распространен только один вид - *Diplazium sibiricum* (Диплазиум сибирский). Произрастает в сырых, мшистых темнохвойных и смешанных лесах, на каменистых россыпях. Внешним обликом напоминает орляк (треугольная пластинка вайи, длинный черешок, удлинённый горизонтальный синтелом) и кочедыжник женский (нежная, мелко рассеченная пластинка, удлинённые сорусы, чешуйчатый черешок). В Красноярском крае встречается от южных границ до Полярного круга.

Genus *Gymnocarpium* (Голокучник). Маловидовой род, включающий 5-10 видов, распространенных в умеренных и тропических областях северного полушария. Это небольшие (20-50 см), лесные или скальные папоротники. Синтелом в виде тонкого, ползучего, ветвящегося подземного корневища, покрытого светлыми коричневыми или охристыми чешуями. Вайи с длинным черешком и треугольной пластинкой (наподобие орляка). Сорусы округлые, без индузиев. Самым распространенным видом рода является голокучник трехраздельный (*G. dryopteris*). Этот вид распространен в пределах всего северного полушария. В Сибири зона сплошного распространения от южных границ до широты р.Подкаменной Тунгуски и нижнего течения р.Иртыша. Впервые этот вид описан под названием "*Polypodium dryopteris*" К.Линнеем в 1753 г. Позднее данный таксон различными авторами был выделен из многоножек (*Polypodium*), но относился к разным родам, в том числе к роду щитовник (под названием *Dryopteris linnaeana*). В соответствии с последними исследованиями птеридологов голокучники не только не могут быть объединены со щитовниками в один род, но даже не относятся к общему семейству. По характеру развития и строению гаметофита голокучники оказались ближе к представителям семейства кочедыжниковых. Несмотря на то, что в Сибири встречаются два восточных голокучника: хоккайдский (*G. jessoense*) и материковый (*G. continentale*). Особенно редок западный *G. robertianum* (Г.Роберта): известен только из окрестностей города Красноярска (по р.Бирюсе и р.Караульной).

Familia Onocleaceae

Небольшое семейство, включающее 3 рода и 10 видов. Характерной особенностью оноклеевых папоротников является присущий им диморфизм вай, связанный с бесполом размножением. Спороносные вайи имеют иную форму, структуру, размеры, цвет, нежели вегетативные. Пластинки генеративных вай значительно редуцированы, края сегментов подвернуты к средней жилке и защищают спорангии. Цвет этих вай только на ранних стадиях развития зеленоватый, впоследствии меняется

на коричневый разных оттенков. Синтелом осмундовых подземный, в виде толстого или тонкого корневища, диктиостелический.

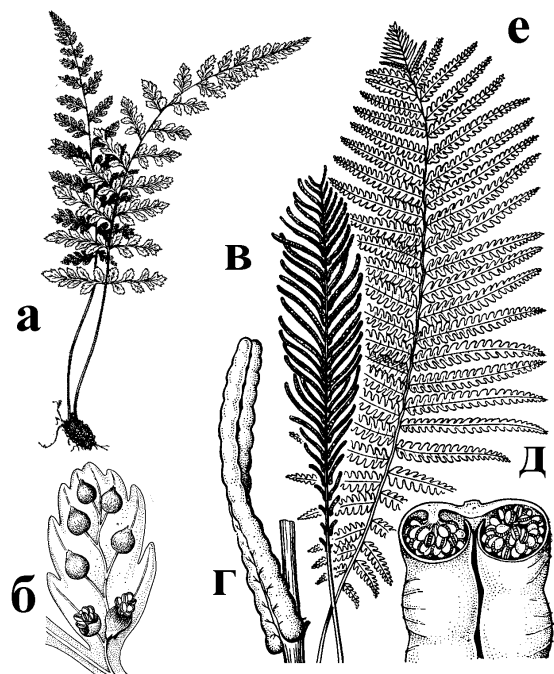


Рис.101. Сибирские гимнофиллиды. *Cystopteris fragilis*: а -общий вид; б - сегмент с сорусами; *Matteuccia struthiopteris*: в - фертильная вайя; г - перо фертильной вайи; д - поперечный разрез спороносного пера; е - стерильная вайя.

Genus *Matteuccia* (Страусник). Маловидовой род (2-4 вида), распространенный в умеренно-теплых и субтропических областях северного полушария. В России представлен двумя видами. Страусники - крупные папоротники от 50 до 150 см высотой, произрастающие в тенистых, влажных лесах, на лесных полянах, близ русел рек и ручьев. Представители рода относятся к группе "короткокорневищных", вследствие этого их вайи собраны в изящную воронку на конце "корневища". В центре воронки из зеленых вегетативных вай у взрослых растений находится несколько более мелких спороносных вай. Самым распространенным видом является Страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*): он встречается в умеренных широтах по всему северному полушарию. В Сибири имеет ареал, аналогичный такому, как у *Gymnocarpium dryor-*

teris. Более редок в России Страусник восточный, основной ареал которого находится в пределах Японии и Китая. У нас известен только с островов Сахалина и Курильских.

Genus *Onoclea* (Оноклея). Род, представленный только в Северной Америке и Восточной Азии единственным видом - оноклеей чувствительной (*O.sensibilis*). В России известен на юге Дальнего Востока и в Восточной Сибири. В отличие от видов страусника, у оноклеи вайи одиночные, а "корневище" тонкое и ползучее.

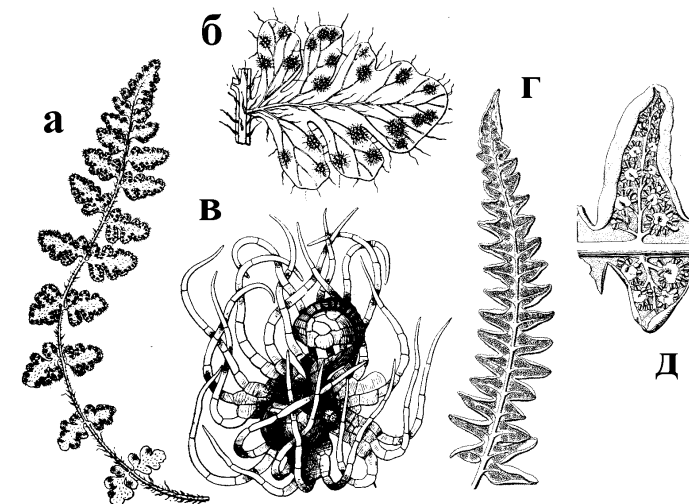


Рис.102. *Woodsia gracilis* (Вудсия стройная): а - фертильная вайя; б - перо с сорусами; в - сорус; *Thelypteris palustris*: фертильный сегмент; д - сорусы.

Familia Woodsiaceae

Представлены почти по всему Земному шару, но преимущественно в горных районах. Исключительно скальные папоротники, как правило, небольших размеров (до 30 см высотой). В семействе 3 рода и 30 видов. В России представлены двумя родами и 8-10 видами. У большинства вудсий синтелом укороченный, в виде вертикального или горизонтального, иногда разветвленного корневища. Вайи пучками скучены на верхушке "корневища". Сорусы округлой формы, находятся на концах жилок. Индузий прикрепляется к основанию соруса, различной формы: от блюдцевидной (спорангии располагаются как бы в "тарелке") до сильно-норассеченного на многочисленные узкие доли (при этом спорангии "перемешаны" с лопастями, принадлежащими покрывальцу).

Genus *Woodsia* (Вудсия). Самый крупный род семейства, включающий почти все виды. Для этих папоротников характерно наличие сочленения на черешке вайи. После отмирания вайи отламывается по сочленению, при этом оставшаяся часть черешка сохраняется довольно долго. Вследствие этого у многих вудсий образуется щетка из сохранившихся остатков черешков, вероятно, защищающая молодые вайи. Индузий в виде пленок, перемешанных со спорангиями, либо чашевидный.

Самым распространенным видом является Вудсия эльбская или северная (*W.ilvensis*). Этот вид обычен в умеренной полосе северного полушария. В Сибири встречается до широты р.Ангара в нижнем течении, но на востоке доходит до полярных широт, а на западе проникает вглубь Арктики (остров Гренландия). Этот вид чрезвычайно полиморфен, и многие его расы были описаны как отдельные виды. Например, в восточной части ареала встречается более изящная, ксерофильная вудсия заостренная (*W.acuminata*), признаваемая многими ботаниками только за разновидность вудсии северной. В 1993 г. с юга Красноярского края (Западный Саян, р.Тайгиш в Каратузском районе) была описана гигантская тайгишская разновидность этого вида (*W.ilvensis* var. *taigischensis*). Вайи достигают 35 см длины, имеют городчатые сегменты второго порядка и относительно длинный черешок. Многие расы вудсии северной имеют вайи, очень густо покрытые коричневыми пленками, отчего пластинка и черешок кажутся мохнатыми и коричневатозелеными (черешок без зеленых оттенков). Эти приспособительные признаки влияют на засухоустойчивость растений. *W.ilvensis* один из немногих папоротников, способный произрастать на открытых солнцу скалах южной экспозиции.

Достаточно часто встречается более мелкая (до 15 см высотой), лишенная опушения вудсия гладковатая (*W.glabella*). Она также встречается в горных районах умеренных широт северного полушария. В отличие от предыдущего вида вудсия гладковатая влаголюбива и не выносит прямого солнечного освещения. Удивительны ее способности произрастать в глубокой тени скальных расщелин. Выдержать такие условия могут только мхи и единичные виды сосудистых растений. В настоящее время некоторые специалисты рассматривают евразийскую расу *Woodsia glabella* как самостоятельный вид - Вудсия разнолистная (*W.heterophylla*), а настоящая Вудсия гладковатая встречается в Северной Америке.

Среди вудсий много редких видов: вудсия альпийская (*W.alpina*) с голарктическим ареалом, составленным множеством удаленных друг от друга небольших островков; вудсии крупнопокрывальцевая

(*W.macrochlaena*) и почтипромежуточная (*W.subintermedia*), встречающиеся в России только на юге Дальнего Востока.

Familia Thelypteridaceae

Относительно крупное, почти тропическое семейство. В его составе 32 рода и около 900 видов. В умеренной полосе встречается лишь 1% от видового телиптерисовых, но зато немногие “северные” виды имеют огромные ареалы. К характерным особенностям семейства относится наличие одноклеточных игловидных волосков на верхней стороне рахиса и двух проводящих пучков в черешке, сливающихся у основания пластинки. Синтелом диктиостелический. Сорусы округлые с индузием или без него, иногда сливающиеся, часто сдвинуты к краю сегмента.

Genus *Phegopteris* (Фегоптерис) - небольшой, трехвидовой род. Представители распространены в лесной зоне, главным образом в горных лесах северного полушария. Растения имеют тонкий синтелом в виде корневища, покрытый светло-коричневыми ланцетными чешуями. Вайи 10-50 см длиной, с пластинкой яйцевидно-сердцевидной и длинным рассеянно-волосистым черешком. Индузий отсутствует. В России встречается 1 вид - Фегоптерис связывающий (*Ph.connectilis*), обычный также и в Северной Америке. В Сибири распространен до 60 градуса северной широты от западных границ и до Байкала. Вайи фегоптериса связывающего дваждыперистые, кверху внезапно сужающиеся. Нижняя пара сегментов отклонена от других сегментов вниз.

Genus *Thelypteris* (Телиптерис). Олиготипный род, включающий 3 вида. Телиптерисы имеют тонкие корневищевидные синтеломы, покрытые остатками черешков вай. Черешки длиннее пластинки или равны ей. Спороносные сегменты по краям загнутые. Индузий небольшой, округло-почковидный, несущий по краю железистые и простые волоски. В России встречаются 2 очень близких расы, иногда рассматриваемые в ранге видов: в европейской части распространен Телиптерис болотный (*Th.palustris*), а в Сибири и на Дальнем Востоке встречается Т.телиптерисовидный (*Th.thelypteroides*). В Красноярском крае это один из немногих болотных папоротников.

Genus *Oreopteris* (Ореоптерис, горный папоротник). Род включает 3 вида, распространенных в северном полушарии, из них два встречаются в России. Для ореоптерисов характерны толстые, косо вверх направленные “корневища”; короткие черешки; суживающиеся к обоим концам, опушенные снизу пластинки вай. От Средней Европы до Восточной Сибири, а также в Северной Америке встречается Ореоптерис окаймленноспоровый (*O.limbosperma*). Для Сибири это очень редкий, реликтовый вид, известный только из немногих локальных местонахождений

в горных районах южной части. По внешнему виду напоминает другой папоротник - страусник обыкновенный.

Familia Blechnaceae

Синтелом диктиостелический, покрыт черноватыми пленками. Вайи перистые или дваждыперистые. Вторичные жилки свободные, ветвящиеся, анастомозирующие, индузий пленчатый. Включает 12 родов и около 300 видов, распространенных в тропических и умеренно теплых областях обоих полушарий. Сорусы линейные, располагаются параллельно и близко к рахису сегмента вайи, иногда сливаются и образуют непрерывный ценосорус. В семействе представлены различные жизненные формы: розеточные (*Blechnum*), "длиннокорневищные" (*Stenochlaena*), лианы (*Salpichlaena*) и древовидные (*Blechnum*, *Sadleria*).

Genus *Blechnum* (Дербянка). Самый крупный и многовидовой род семейства. Включает около 200 видов. Синтеломы укороченные, толстые, косо или вертикально расположенные. Вайи слабодиморфные. Сорусы непрерывные. В России 2 вида: на Кавказе встречается *Blechnum spicant* (Дербянка колосистая), а на юге Дальнего Востока (Курильские острова) - *Blechnum nipponicum* (Дербянка японская).

Genus *Woodwardia* (Вудвардия). Небольшой род, включающий 13 видов преимущественно северного полушария. Встречаются в Японии, Китае, Гималаях, Филиппинах, Новой Гвинее, Северной Америке, Южной Европе. Крупные наземные папоротники. Синтелом развитый или укороченный. Вайи одиножды- или дваждыперистые. Мелкие жилки пластинки вайи анастомозируют в направлении рахиса и образуют ареолы, а в направлении края пластинки - свободные. У вида *Woodwardia radicans* (Вудвардия укореняющаяся) не частый среди папоротников способ вегетативного размножения - живорождение. Имеет вайи высотой до 2,5 м. Один из самых распространенных видов вудвардий.

Familia Davalliaceae

Тропическое семейство, представленное, главным образом, в Старе Свете. Охватывает 8 родов и около 130 видов. Это эпифиты средних размеров. Однако встречаются мелкие (до 5 см высотой - *Humata parvula*) и полуметровые растения (*Leucostegia immersa*). Синтеломы длинные, ползучие, дорсивентральные, диктиостелические, мясистые, густо покрыты рыжеватыми чешуйками. Вайи расставленные, расположены в два ряда. Черешки вай сочленяются с особыми выростами синтеломы - филлоподиями. "Листопадные" папоротники. Сорусы располагаются на концах жилок и прикрыты кармашковидным покрывальцем.

Genus *Davallia* (Даваллия). Один из крупных родов семейства, охватывает 40-50 видов. Покрывальце прикрепляется большей частью по-

верхности. Вайи многократно перисто-рассеченные. Мезофильные папоротники.

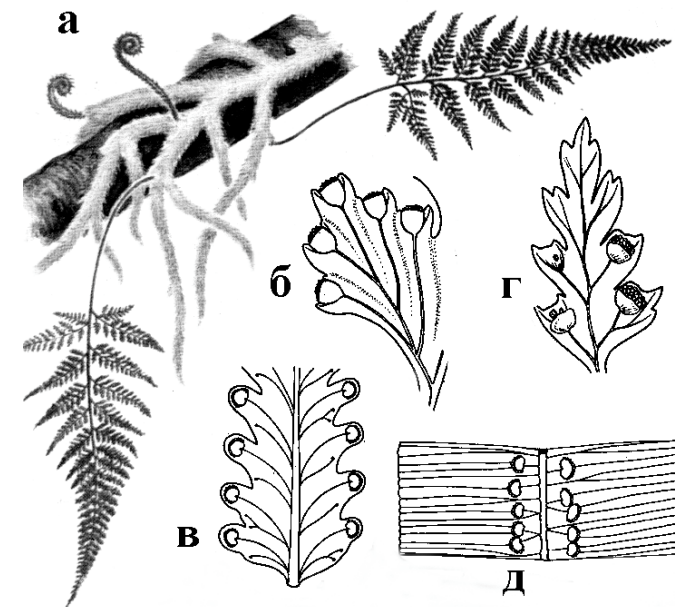


Рис.103. *Davallia*: а - общий вид *D.pyxidata*; б - сорусы даваллии мелкозубчатой (*D.denticulata*); *Nephrolepis acuminata* (Нефролепис остроколючный): в - сорусы; *Humata assamica* (Хумата ассамская): г - сорусы; *Oleandra undulata* (Олеандра волнистая): д - сорусы.

Genus *Humata* (Хумата). Объединяет 50 видов, распространенных в тропической Азии, Океании и на Мадагаскаре. Более мелкие ксерофильные папоротники. Покрывальце прикреплено к пластинке вайи только своим основанием. Пластинка вайи относительно слабо перисто-рассеченная.

Другие роды семейства: *Gymnogrammitis* (Гимнограммитис), *Davallodes* (Даваллодес), *Araiostegia* (Араиостегия), *Leucostegia* (Лейкостегия), *Trogostolon* (Трогостолон), *Sciphiylaria* (Сцифулярия), *Rumohra* (Румора).

Familia Oleandraceae

Семейство, близкородственное предыдущему и иногда с ним объединяющееся. Имеют аналогичное распространение. Синтеломы развитые, но, в отличие от семейства Даваллиевых, вайи сближены в розетки.

Покрывальца округло-почковидной формы или отсутствуют. Споры с перинной.

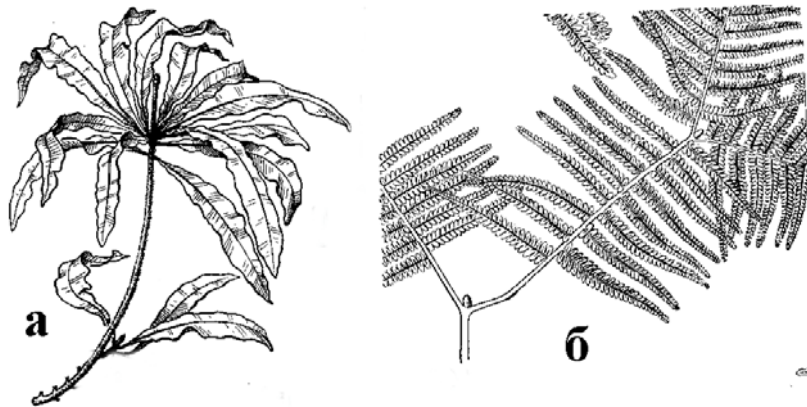


Рис.104. *Oleandra undulata*: а - общий вид; ископаемая меловая *Gleichenia zippei*: часть вайи.

Genus *Nephrolepis* (Нефролепис). Наименее специализированный род, включающий около 30 видов. Встречается в тропиках и за их пределами - в Японии и Новой Зеландии. Сорусы округлые или вытянутые, расположенные на концах жилок. Вайи одинождыперистые, не имеют сочленений. Синтеломы более или менее укороченные. Папоротники средних размеров. Наиболее крупным видом является *Nephrolepis dicksonioides* (Нефролепис диксониевидный): его вайи достигают 3,5 м в длину. *Nephrolepis exaltata* (Нефролепис возвышенный) одно из первых высших растений, появляющееся на незаселенных участках после извержения вулканов (всего спустя 4-5 месяцев). *Nephrolepis cordifolia* (Нефролепис сердцелистный) имеет необычный способ вегетативного размножения - с помощью клубеньков. Наиболее крупные растения могут производить до 200 клубней в год. Два последних вида являются самыми распространенными комнатными папоротниками, имеющими множество культурных сортов.

Genus *Oleandra* (Олеандра). В роде 40 видов, распространенных в Америке (3 вида), Африке (3 вида), Юго-Восточной Азии и Полинезии. Вайи причленяются к филлоподиям. Самые крупные филлоподии имеют размеры 2-9 см у *Oleandra undulata* (Олеандра волнистая). Синтеломы развитые, иногда обвивающиеся вокруг опоры, имеют ризофоры, от ко-

торых отходят корни. Пластинка вайи простая, цельная, гладкая и блестящая, у некоторых видов - опушенная, жесткая.

Другие роды семейства - *Arthropteris* (Артроптерис) и *Psammiosorus* (Псаммиосорус)

SUBCLASSIS POLYPODIIDAE

Один из "молодых" в филогенетическом отношении подклассов. Лептоспорангиатные. Представители в значительной степени специализированы. Спорангии в сорусах. Характерно отсутствие (за редкими исключениями) индузия. В своем происхождении связаны, вероятно, с вымершими представителями сермайевых ботриоптеридопсид.

Ordo Gleicheniales

Спорангии в сорусах без индузия, имеют косое кольцо. Созревание спорангиев симультанное. Сорусы - простые. Споры трехлучевые (иногда однолучевые). Синтеломы преимущественно протостелические. Для вай характерны неограниченный рост в длину и ложнодихотомическое ветвление. Впервые в геологической летописи глейхениевые папоротники появляются в конце палеозойской эры. С начала мезозойской эры. представители порядка становятся более многочисленными. Порядок включает два семейства.

Familia Gleicheniaceae

Охватывает два подсемейства, три рода и около 160 видов из которых 150 принадлежат роду *Gleichenia*. Распространены в горных тропических и субтропических районах и умеренных широтах южного полушария.

Genus *Gleichenia* (Глейхения). Синтелом длинный, ползучий, достигает нескольких метров длины, дорсивентрального типа. Растения покрыты бахромчатыми щитовидными чешуями и звездчатыми волосками. В сорусе 2-5 спорангиев. Споры трилетные.

Genus *Dicranopteris* (Дикраноптерис). Синтелом - как у представителей предыдущего рода. Растение покрыто разветвленными волосками, чешуй нет. В сорусе 8-15 и более спорангиев. Споры трилетные.

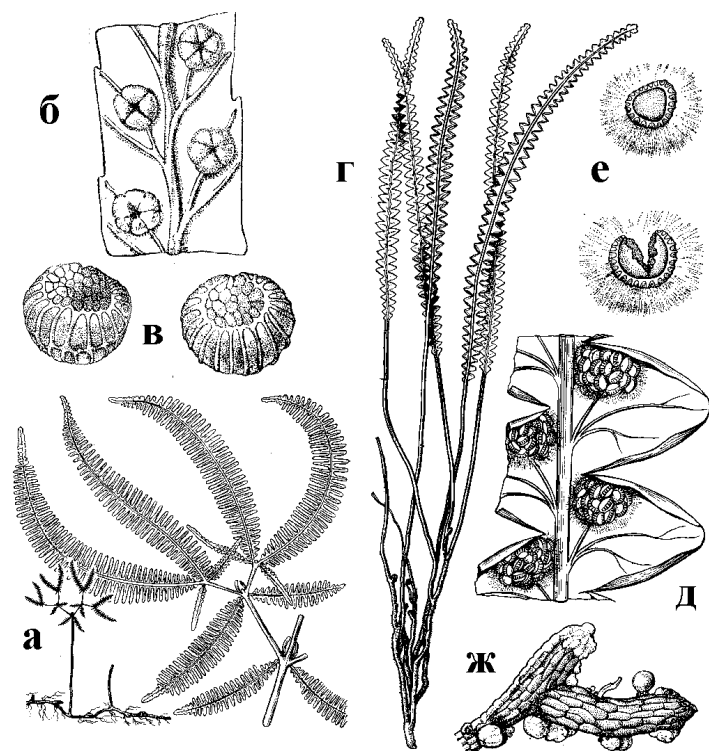


Рис.105. Глейхениевые папоротники. *Dicranopteris linearis*: а - общий вид и часть вайи; *Gleichenia*: б - часть спороносного сегмента; в - спорангии; *Stromatopteris moniliformis*: г - общий вид; д - часть вайи; е - спорангии; ж - гаметофит.

Stromatopteris moniliformis (Строматоптерис четкообразный). Является единственным видом рода, распространен в Новой Каледонии. Синтеломы дихотомически ветвящиеся, вертикальные. Корни без корневых волосков. Вайи ксероморфные, 15-30 см длиной, одинождыперистые. Чешуи щитовидной формы. Сорусы из 6-33 спорангиев. Споры монолетные.

Ordo Matoniales

Ископаемые представители порядка известны с конца перми. Были широко распространены в мезозойскую эру. Филогенетически близки Глейхениевым и, вероятно, происходят от общего предка. В настоящее

время сохранились только в горных тропических регионах Юго-Восточной Азии и Новой Гвинеи. Порядок включает одно семейство.

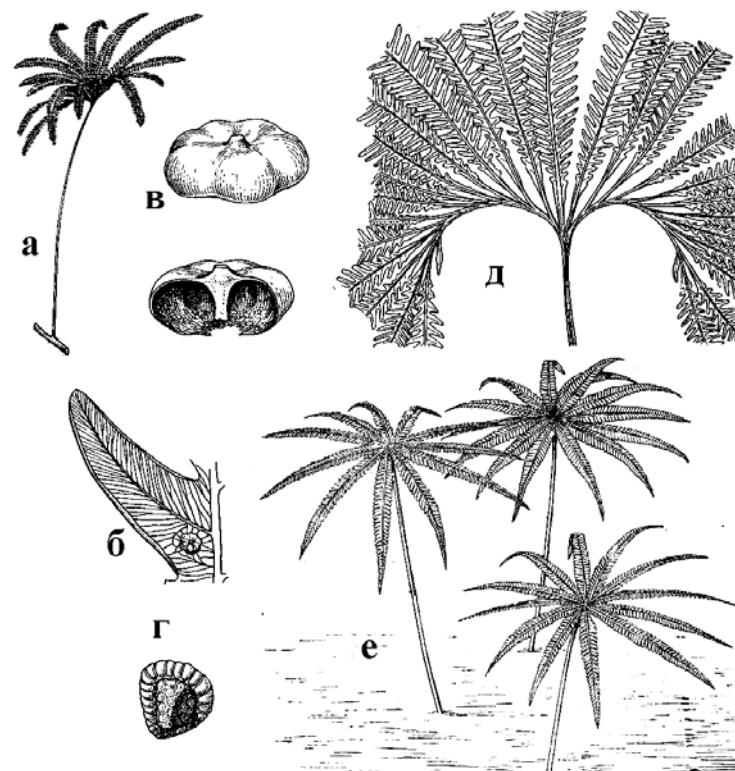


Рис.106. Матониевые папоротники. *Matonia pectinata*: а - общий вид; б - часть фертильного сегмента; в - сорусы; г - спорангий; д - пластинка вайи; ископаемый *Matonidium goeppertii*: е - общий вид.

Familia Matoniaceae

Включает два современных рода и четыре вида. Это крупные “длиннокорневищные” папоротники, покрытые блестящими коричневыми волосками. Проводящая система синтеломов - полициклическая амфифлоидная сифоностела. Вайи длинночерешковые. Пластинка вайи имеет специфическую форму: разделена на две половины, каждая из которых состоит из множества гребенчато расположенных перистых сегментов; в других случаях вайи ложнодихотомические. Сорусы с индузи-

ем или без него, спорангии в сорусе немногочисленные (5-16), крупные, почти сидячие, расположены по кругу, имеют косое кольцо.

Genus *Matonia* (Матония). Включает два вида. Индузии зонтико-видные. Пластинка вайи дихоподиальная, внешне напоминает веер.

Ordo Dipteridales

Достаточно древний порядок, представители которого известны с триаса. Были достаточно многочисленными в триасе и юре. Близкородствен матониевым. Представлен одним семейством. Большая часть родов являются вымершими: *Clathropteris* (Клатроптерис), *Dictyophyllum* (Диктиофиллум) - встречался в Западной Европе, *Kenderlykia* (Кендерлыккия), *Arachea* (Апачея), *Hausmannia* (Хаусманния) - произрастал в Западной Европе, Восточной Сибири, Японии и другие роды. До настоящего времени сохранился один род с восемью видами, распространенными в Северо-Восточной Индии, Южном Китае, Тайване, Новой Гвинее, Новой Каледонии и Полинезии. Строение пластинки вайи такое же, как и у матониевых: дихотомически-симподиальные; имеют сетчатое жилкование. Сорусы без индузии, с беспорядочно расположенными спорангиями, имеющими косое или почти вертикальное кольцо, расположены в ячейках, образованных анастомозами.

Familia Dipteridaceae

Крупные наземные папоротники с длинным, ползучим, волосистым синтеломом, имеющим сифоностелу. Спорангии с полным или неполным кольцом, без стомиа, в сорусах с парафизами, могут покрывать большую часть поверхности пластинки вайи. Споры монолетные.

Genus *Dipteris* (Диптерис). Виды рода встречаются в горных тропических районах, произрастают на открытых местах, лесных полянах, вдоль тропинок, на скалах, по берегам рек. Самый распространенный вид - *Dipteris conjugata* (Диптерис двойчатосложный) имеет вайи свыше 1 м высотой.

Genus *Hausmannia* (Хаусманния). Вымерший род, широко распространенный в мезозойскую эру. Пластинка вайи почти цельная, более или менее разделена на доли, почковидной или округлой формы. В юрском периоде на юге Восточной Сибири встречался вид *Hausmannia bilobata* (Хаусманния двулопастная) с небольшими цельными пластинками вай, напоминающими листья калужницы.

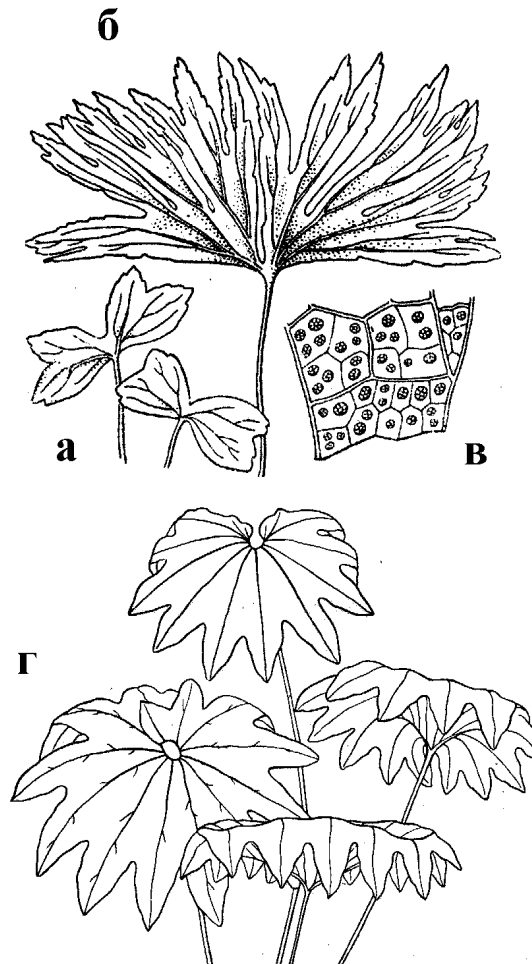


Рис.107. Диптерисовые папоротники. *Dipteris conjugata*: а - часть вайи молодого спорофита; б - то же зрелого спорофита; в - спороносная часть пластинки вайи; ископаемая юрская *Hausmannia dentata*: г - вайи.

Ordo Polypodiales

Самый совершенный и молодой порядок среди полиподиид. Известен с конца триаса. Характеризуется значительным таксономическим разнообразием. Охватывает одно семейство, 5 подсемейств, около 63

рода и примерно 1500 видов. Синтелом более или менее укороченный, полистелический, покрытый матовыми чешуями, с двурядно расположенными вайями. Спорангии в сорусах, иногда с парафизами, на нижней стороне пластинки вайи, индузии отсутствуют. Сорусы по периферии окружены клиновидными и радиальными чешуями и волосками. Кольцо спорангиев вертикальное, состоит из 13-14 толстостенных клеток.

Familia Polypodiaceae

Представители распространены по всему земному шару, но, главным образом, в тропиках. Многие виды - эпифиты.

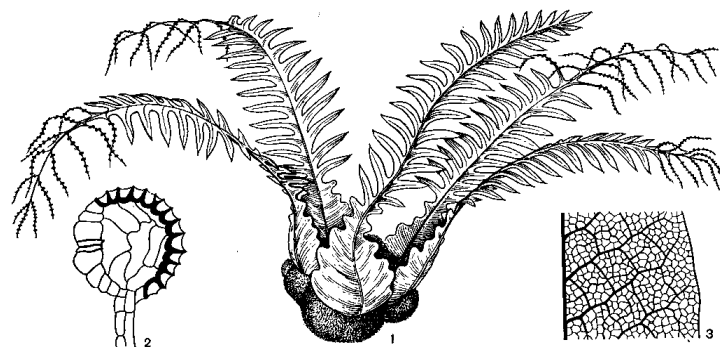


Рис.108. *Drynaria meyeniana*: а - общий вид; б - спорангий; в - часть пластинок вайи с жилкованием.

Genus *Drynaria* (Дринария). Включается в особое подсемейство *Drynarioideae*. Распространен в тропиках Старого Света. Содержит около 20 видов, являющихся крупными эпифитами. Вайи длиной около 1 м, диморфные: стерильные отличаются от спороносных.

Genus *Polypodium* (Многоножка). Насчитывает 75 видов, являющихся некрупными эпифитами или наземными формами с перисторассеченными пластинками вай. Относится к типовому подсемейству *Polypodioidae*. Распространены в тропической, субтропической и умеренной зонах. В России встречаются 5 видов, из которых два достаточно широко представлены в Южной Сибири. *Polypodium sibiricum* (Многоножка сибирская) распространен к востоку от р.Енисея. Имеет синтелом, покрытый темно-бурыми, почти черными чешуями, более мелкие размеры вай (до 25 см длиной, 2-4 см шириной), сорусы, несколько сдвинутые к краю пластинки. Другой вид - *Polypodium vulgare* (Многоножка обыкновенная) - встречается к западу от р.Енисея - до Западной Европы и Северной Америки. Синтелом покрыт светло-бурыми

чешуями, вайи относительно более крупные (до 35 см длиной, 4-6 см шириной), сорусы расположены посередине сегмента, "корневище" имеет сладкий вкус. Сибирские виды распространены в горных районах, где встречаются в лесной полосе, изредка - в высокогорьях. Произрастают на тенистых скалах, крупных мшистых валунах, иногда на колоднике, очень редко в основании стволов деревьев.

Genus *Platycerium* (Плоскорог). Включается в подсемейство *Platycerioideae*. Крупные эпифитные, розеточные папоротники. Синтелом укороченный, Вайи диморфные: стерильные - округлые или почковидные, генеративные более или менее лопастные, значительно крупнее. Спорангии собраны на концах лопастей. Распространен в тропиках Старого Света.

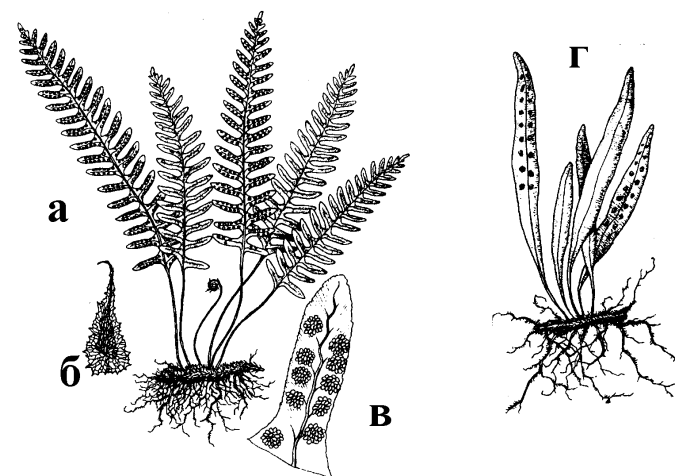


Рис.109. Полиподиевые папоротники. *Polypodium sibiricum*: а - общий вид; б - синтеломная чешуйка; в - фертильное перо; *Pleopeltis clathrata* (Плеопельтис решетчатый): г - общий вид.

Genus *Pleopeltis* (Щиточешуйник). Включается в подсемейство *Pleopeltioideae*. Охватывает около 40 видов, распространенных в тропиках и субтропиках, некоторые проникают в умеренные широты. В России встречается 5 видов, из которых 4 - на Дальнем Востоке, а 1 - на юге Западной Сибири (Алтай). В нашей стране - это мелкие скальные, изредка эпифитные виды. Размеры вай - до 25-30 см. Пластинки вай цельные и цельнокрайние, линейные или линейно-ланцетные.

Genus *Pyrgosia* (Пиррозия). Охватывает около 100 видов большей частью тропических и субтропических, изредка распространенных в умеренных областях Старого Света. В России встречается 1 вид - *Pyrgosia petiolosa* (Пиррозия длинночерешковая). Известна только с юга Дальнего Востока. По размерам и форме вай вид похож на представителей предыдущего рода. Отличается большей ксероморфностью. Пластинки вай снизу густо покрыты звездчатыми волосками. Вид внесен в "Красную книгу" России.

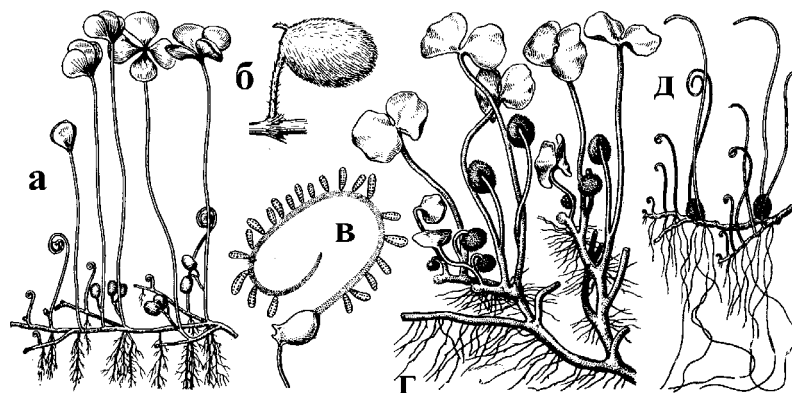


Рис.110. Марсилиевые папоротники. Marsilea: а - общий вид *M. quadrifolia*; б - спорокарпий *M. vestita*; в - раскрытый спорокарпий; *Regnellidium diphyllum*: г - общий вид; *Pilularia globulifera*: д - общий вид.

SUBCLASSIS MARSILEIDAE

Водные и земноводные разноспоровые папоротники. Известны с конца мелового периода мезозойской эры. Подкласс в систематическом отношении имеет изолированное положение и, по-видимому, происходит от циатейных папоротников, к представителям которого близок по данным геномного анализа (Антонов, 1999). Иногда сближается со схизейными папоротниками. Сорусы в спорокарпиях, представляющих видоизмененный предпобег. Спорокарпии твердые сидячие или на ножках. В каждом сорусе находятся мега- и микроспорангии. Многолетники с тонким, ползучим плагиотропным синтеломом и двурядно расположенными на нем вайями. Вайи специфической формы: нитевидные или похожие на лист клевера, но "четырехлисточковые". В подклассе единственный порядок и семейство, три рода и около 80 видов, распространенных преимущественно в восточном полушарии.

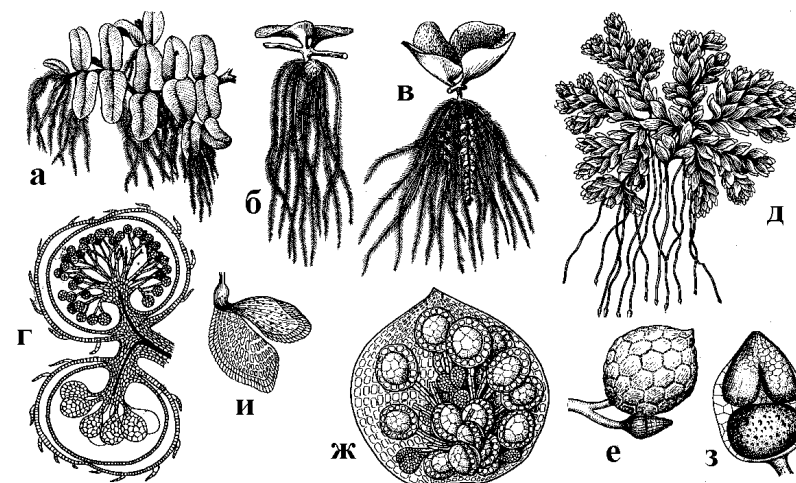


Рис.111. Сальвиниевые папоротники. *Salvinia natans*: а - общий вид; б - мутовка вай ("листьев") со спорокарпиями; в - то же у *Salvinia auriculata*; г - продольный разрез через микро- и мегасорусы; *Azolla microphylla*: д - общий вид; е - сорусы на лопасти вайи (вверху микросорус, внизу мегасорус); ж - микросорус с микроспорангиями; и - двулопастная вайя; з - мегасорус у *A. caroliniana*.

Ordo Marsileales

Familia Marsileaceae

Genus *Pilularia* - Пилюльница. Вайи нитевидные или шиловидные, 5-10 см длиной. Спорокарпии темные, коричнево-опушенные, шаровидные, около 3 мм в диаметре. В роде 8 видов, распространенных в Америке, Австралии и Новой Зеландии, Европе и в бассейне Средиземного моря. В России - единственный вид *Pilularia globulifera* (Пилюльница шариконосная). Произрастает по берегам водоемов, на болотистой почве.

Genus *Marsilea* - Марсилия. Вайи длинночерешчатые, из двух супротивных пар сегментов с анастомозирующими жилками. Спорокарпии сидячие или на ножках, одиночные или группами. Около 70 видов рода распространены по всему земному шару. В России распространено 3 вида только в европейской части. Различаются по форме сегментов вай, количеству, характеру поверхности и форме спорокарпиев. Два вида - *Marsilea aegyptiaca* (Марсилия египетская) и *Marsilea strigosa* (Марсилия щетинистая) внесены в "Красную книгу" России.

Regnellidium diphyllum - Регнеллидиум двулистный. Единственный вид в роде. Внешне напоминает марсилии, но пластинка вайи из двух сегментов. Черешки 8-20 см длиной, пластинки вай до 15 мм длиной, 12-20 мм шириной. Древний реликт, сохранившийся в настоящее время только на юге Бразилии. В третичном периоде был распространен и в Азии. Произрастает на периодически затопляемых зонах прибрежного леса, по берегам водоемов. Растение теплолюбивое: растет при температуре воды выше 23 °C.

SUBCLASSIS SALVINIIDAЕ

Водные разноспоровые папоротники, конвергентные по отношению к марсилиевым. Известны с начала мелового периода. Произошли, очевидно, от гименофилловых папоротников. Растения свободноплавающие, лишь изредка могут развиваться на сырой почве. Микро- и мегаспорангии находятся в раздельных сорусах. Каждый сорус полностью покрыт индузией, образуя спорокарпий. В подклассе единственный порядок и два семейства.

Ordo Salviniiales

Familia Salviniaceae

Водные однолетние растения с тонкими синтеломами. Вайи по три в мутовках, видоизмененные и диморфные: две из них плавают на поверхности воды и имеют цельные, не перистые пластинки; одна - погруженная, внешне более похожая на корни. Сорусы на ножках, полностью скрыты индузией. Микроспорангии содержат 9-14 микроспор, мегаспорангии с одной-двумя мегаспорами. В семействе один род.

Genus *Salvinia* (Сальвиния). В роде, известном с конца мелового периода, 12 видов, распространенных в Евразии, Америке и Африке. Синтеломы 3-10 см длиной, спорокарпии расположены группами у основания вай, шаровидные. В России - единственный вид *Salvinia natans* (Сальвиния плавающая). Встречается на юге Сибири (Алтай) и является здесь реликтом третичного возраста. Плавающие вайи с эллиптической пластинкой 5-14 мм длиной и 4-9 мм шириной, на поверхности папиллозные. Большинство видов приурочено к тропическим и субтропическим районам Земли.

Familia Azollaceae

Включает один род и 6 видов, распространенных в тропических областях земного шара, проникают в умеренную полосу Северной Америки. Обитают в стоячих или слабопроточных водоемах, образуя местами значительные заросли. Имеют развитый синтелом длиной до 25 см,

на котором расположены в два ряда сильно уменьшенные, черепитчато-налегающие друг на друга вайи. Имеются придаточные корни. Каждая вайя состоит из двух сегментов: верхний - выступающий над водой, фотосинтезирующий; нижний - погруженный, служит, очевидно, для всасывания воды. На нижних сегментах развиваются и сорусы в количестве двух, реже - четырех. Микросорусы крупные, содержат 7-100 микроспорангиев. В каждой микроспорангии, как правило, 64 микроспоры, склеенные особым пенистым веществом. Группа таких склеенных микроспор называется массулой. Мегасорусы более мелкие, содержат один мегаспорангий с одной мегаспорой. Мегаспора заключена в большую массулу.

Необычной особенностью представителей семейства является их симбиоз с сине-зеленой водорослью анабеной (*Anabaena azollae*). Водоросль обеспечивает папоротнику азотное питание, а азолла образует особые вместилища для существования водоросли. Наиболее распространенными видами являются *Azolla filiculoides* (Азолла папоротниковидная), *A. caroliniana* (А. каролинская), *A. mexicana* (А. мексиканская) и др. *Azolla nilotica* (Азолла нильская) - единственный вид, приуроченный к узкому географическому региону.

CLASSIS ANEUPHYTOPSIDA

Представители данного класса и двух последующих объединяются в естественную группу *Progymnospermae* (проголосеменные). Класс *Aneurophytopsida* и его потомки - *Archaeopteridopsida* имели важные эволюционные последствия: от них берут начало представители ныне господствующих на Земле отделов голосеменных и покрытосеменных растений.

В эволюционном ряду от аневрофитопсид к археофитопсидам наблюдались следующие морфологические преобразования: переход от протостелы к эустеле; появление вторичных утолщений; увеличение числа протоксилемных пучков в главной оси; уплощение боковых систем ветвлений и появление предпобега; упорядочение в расположении вай; группирование спорангиев; появление стробилов; появление разноспоровости.

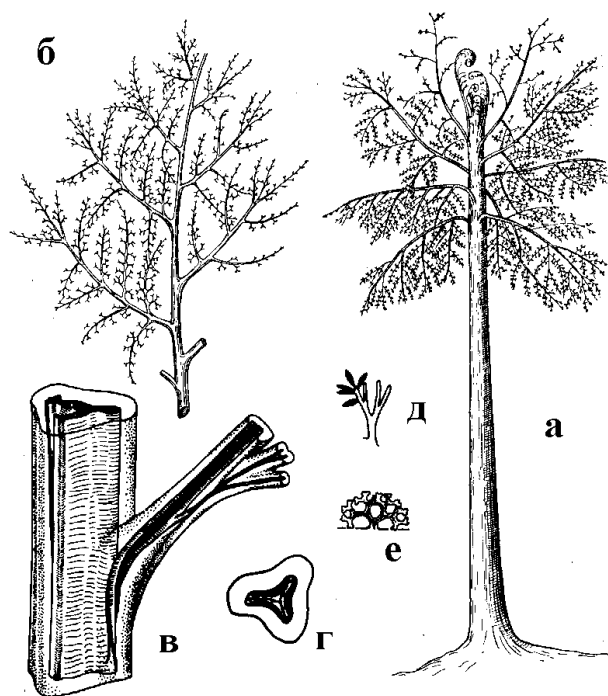


Рис.112. Аневрофитопсиды. *Aneurophyton germanicum*: а - общий вид; б - стерильная вайя; *Triloboxylon ashlandicum*: в - пространственное расположение древесины в стволе; г - схема строения на поперечном срезе; д - фертильный придаток; е - стерильный придаток.

Аневрофитопсиды - синтеломные растения средних размеров, напоминающие обликом современные древовидные папоротники. Ветви напоминают таковые кладосилеевых и зигоптерисовых папоротников. По анатомическому строению слабо отличаются от наиболее примитивных кладосилеевых папоротников и псилофитов. Оси протостелические до актиностелических. Ксилема в поперечном сечении трехлопастная, треугольная или крестообразная; эндархная или экзархная. В более толстых осях развивалась вторичная ксилема и перидерма. Трахеиды вторичной ксилемы окаймленно-поровые. Во вторичной древесине присутствуют однорядные лучи. Отсутствует вторичная древесина только у рода *Reinmannia*. Ветвление осей попарноперекрестное, спиральное или двурядное. Оси последних порядков дихотомирующие в разных плоско-

стях, иногда - в одной плоскости (начальный этап в становлении предпобега). Спорангии терминальные, расположены группами или массовые, направлены верхушками, как и ветви, в сторону главной оси, почти неотличимы от спорангиев псилофитов. Эуспорангиатная группа. Равноспоровые.

Ordo Aneurophytales

Familia Aneurophytaceae

Aneurophyton germanicum (Аневрофитон германский). Встречался в среднем девоне в Рейнской области в Германии. Небольшое до 1,5 м растение со стволом, увенчаным на верхушке многочисленными дважды перисторассеченными ветвями (синтеломами). Сегменты последнего порядка около 7 см, рассеченные до основания на вильчатые, перышкообразные дольки без жилок. Генеративные ветви - менее рассеченные. Фертильные сегменты несут пучки из 8-10 спорангиев удлинённой или овальной формы. Другие виды рода встречались в Западной Европе, Северной Америке, Туве, Кузбассе. Родовое название составлено из слов "не" + "жилка" + "растение" и указывает на особенность представителей - отсутствие жилок в сегментах.

Rellimia thomsonii (включая род *Protopteridium*) (Реллимия Томсона). Встречалась в среднем девоне в Западной Европе. Характеризуется спиральным ветвлением осей. Споры округлые, трехлучевые. Наружная экзина (сэкзина) с дистальной стороны отслоена, образует полость - каву.

Triloboxylon ashlandicum (Трилобоксилон эшландский). Встречался в конце девона в Северной Америке. Характеризуется трехлучевой актиностелой. Данный примитивный признак сближает таксон с кладосилеевыми папоротниками. Ветвление осей спиральное. Ветви уплощенные. Спороносные веточки небольшие, расположены спирально на более толстых осях непосредственно между ветвями. Родовое название представляет словосочетание "три + лопасть + древесина" и указывает на особенности анатомии осей.

Tetraxylopteris schmidtii (Тетраксилонтерис Шмидта). Встречался в конце девона в Северной Америке. Характеризуется крестообразной актиностелой. Ветвление попарно-перекрестное.

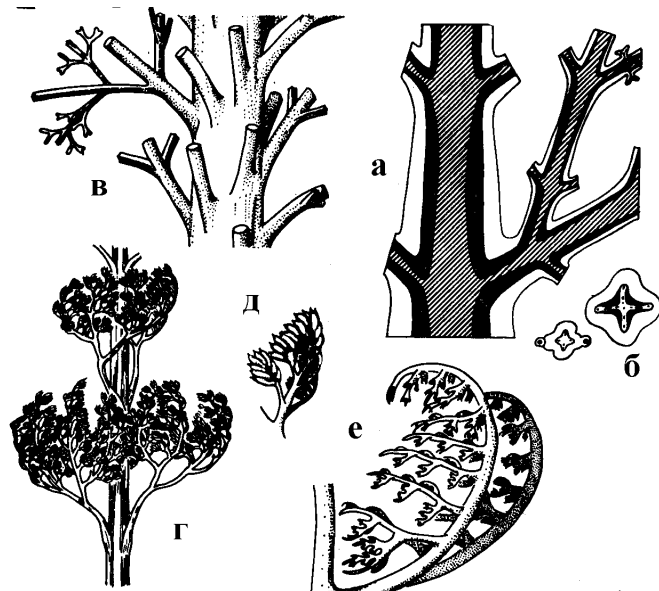


Рис.113. Аневрофитопсиды. *Tetraxylopteris schmidtii*: а - расположение древесины в стволе (вторичная древесина зачернена); б - схема строения на поперечном срезе; в - вегетативная ветвь (характер ветвления); г - фертильная ветвь; д - веточка со спорангиями; *Rellimia*: е - фертильные ветви с удаленными спорангиями.

CLASSIS ARCHAEOPTERIDOPSIDA

Древний, вымерший класс, происходящий от аневрофитопсид. Появились в середине девона, а вымерли в начале каменноугольного периода палеозойской эры. Являются предками голосеменных. Древовидные представители класса характеризовались правильным спиральным расположением вай на стволе; разнospоровостью; эустелическим строением проводящей системы; впервые появляется предпобег;

Ordo Archaeopteridales

Familia Archaeopteridaceae

Genus *Archaeopteris* (Археоптерис). Встречался в верхнем девоне в Европе, Северной Америке, Западной Сибири, Туве, Минусинской котловине. Древовидные формы. Вайи до 1 м и более, дорсовентральные. Сегменты последнего порядка с веерным жилкованием, обратно-яйцевидные с клиновидным основанием, около 1-5 см длиной, по краю цельные или бахромчатые. Вайи разделены на стерильную и фертиль-

ную зоны либо могут быть целиком спороносными. При этом последняя располагается в нижней части вайи. Спорангии одиночные, мелкие, овальные или линейные, без кольца. Равноспоровые и разнospоровые.

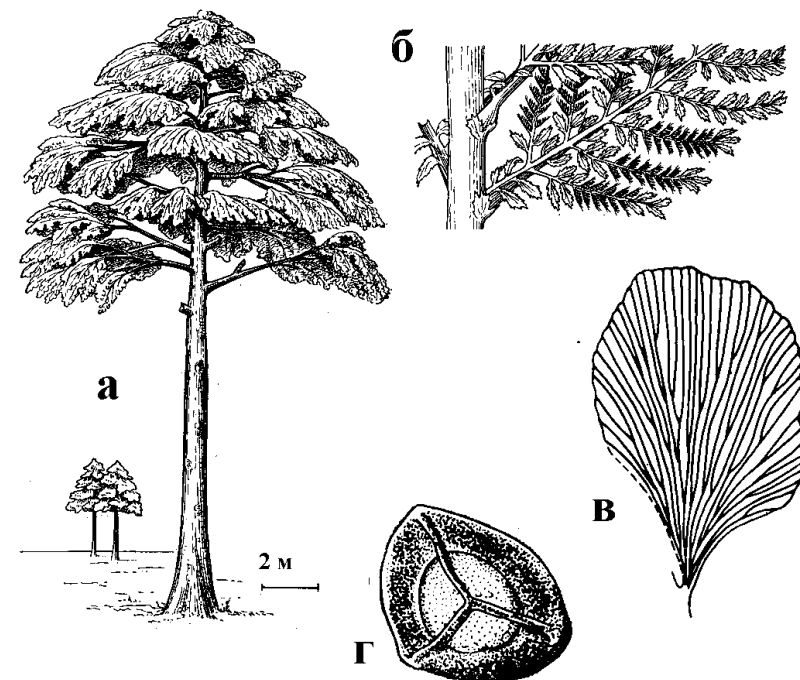


Рис.114. Археоптерисовые папоротники. *Archaeopteris*: а - общий вид; б - часть фертильной вайи со спорангиями; в - перышко *A. halliana*; г - мегаспора *A. halliana*.

Из других представителей более или менее изучены роды *Siderella* (Сидерелла), *Actinopodium* (Актиноподиум). Они имеют ветвление двурядно чередующееся, а род *Actinoxylon* (Актиноксилон) - спиральное. Для рода *Svalbardia* (Свальбардия) характерно наличие на вайях нитевидно дихотомически рассеченных сегментов. Род *Callixylon* (Калликсилон) характеризуется наличием на радиальных стенках трахеид вторичной древесины округлых окаймленных пор без торуса, которые собраны в группы.

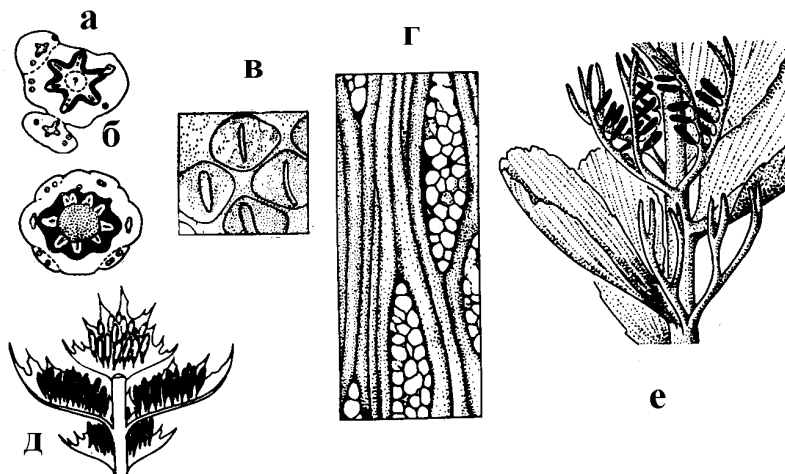


Рис.115. Археоптерисовые папоротники. Actinoxylon: а - схема строения на поперечном срезе ствола; Archaeopteris: б - схема строения на поперечном срезе ствола; д - стробиловидный участок вайи; е - часть фертильной вайи A. halliana; Callixylon newberry: в - окаймленные поры; г - многорядные древесинные лучи на тангентальном срезе;

CLASSIS OPHIOGLOSSOPSIDA

Своеобразная группа растений, мало похожих на папоротники. Произошли, очевидно, от равноспоровых аневрофитопсид в палеозое. Есть три современных рода и более 80 видов. Многолетние травянистые растения, как правило, небольших размеров. Представлены эпифиты. Спорофиты не имеют механических тканей, мясистые.

Синтелом корневищеподобный, укороченный, имеет проводящую систему сифоностелического или диктиостелического типов. Ксилема экзархная или эндархная. Некоторые виды способны к вторичному росту (остаточному) и во вторичной ксилеме имеют лучи. Трахеиды окаймленнопоровые с торусом, как у голосеменных.

Равноспоровые эуспорангиатные растения, спорангии содержат 1500-15000 спор. Вайи в эмбриональном состоянии не свернуты улиткой. Гаметофиты мясистые, цилиндрические, ветвящиеся, многолетние, обычно подземные, эндомикосимбионты.



Рис.116. Археоптерисовые. Archaeopteris latifolia: а - участок стерильной вайи; б - участок фертильной вайи; A. hibernica: в - микро- и мегаспора; г - участок фертильной вайи; Rhacopteris paniculifera: часть фертильной вайи.

Ordo Ophioglossales

Синтелом не имеет покрова из чешуй. Пластинка вайи состоит из стерильной (вегетативной) и спороносной частей. Спорангии крупные (около 1 мм в диаметре), открываются поперечной щелью. Споры трехлучевые. Включает единственное семейство.

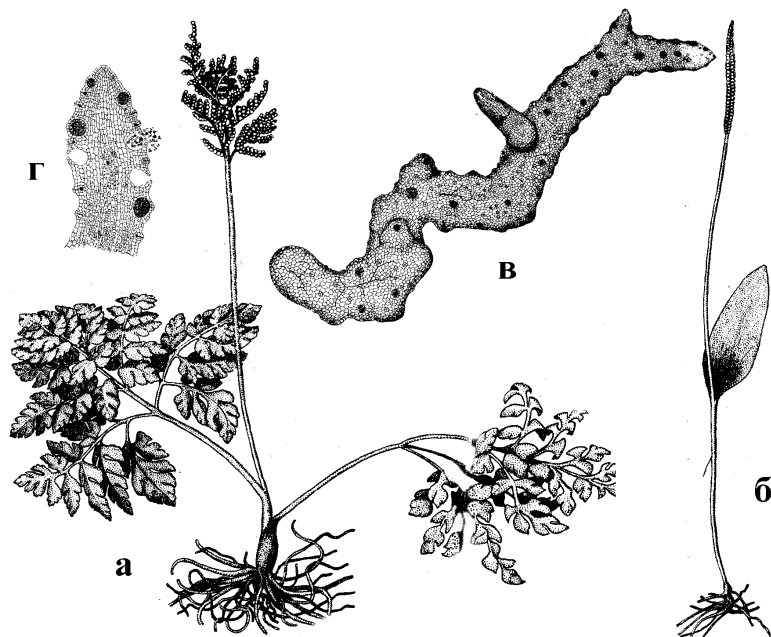


Рис.117. Ужовниковые папоротники. Botrychium multifidum: а - общий вид; Ophioglossum vulgatum: б - общий вид; в - гаметофит; г - участок гаметофита с архегониями и антеридиями.

Familia Ophioglossaceae

Genus Ophioglossum (Ужовник). Большей частью тропический род, охватывающий более 45 видов. Представители встречаются в обоих полушариях. Характерна цельная, не рассеченная вегетативная пластинка вайи ланцетной или линейной формы; спороносная часть также не разделена на сегменты. Проводящая система чаще представлена эктофлорной диктиостелой; камбий отсутствует. Спороангии часто сливаются в синангии. В тропиках представлен разнообразными эпифитными формами. В Европе и в Сибири более обычен Ophioglossum vulgatum (Ужовник обыкновенный), который в целом встречается достаточно редко. Произрастает на сырых лесных полянах, суходольных лугах, среди кустарников.

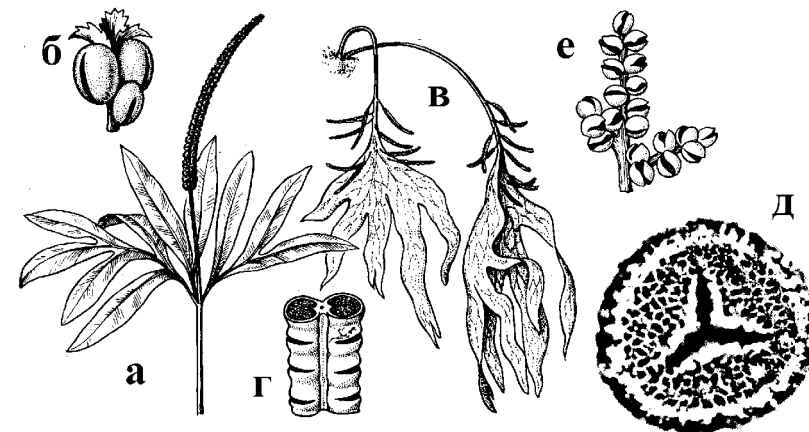


Рис.118. Ужовниковые папоротники. Helminthostachys zeylanica: а - часть фертильной вайи; б - участок спороносного сегмента со спорангиями и листовидными придатками; Ophioglossum palmatum: в - общий вид; г - участок спороносного сегмента с погруженными в его ткань спорангиями; O.vulgatum: д - спора; Botrychium multifidum: е - часть фертильного сегмента со спорангиями.

Genus Botrychium (Гроздовник). Более характерен для северной умеренной зоны, но встречается по всему земному шару. Охватывает 35-40 видов. Спороносная и вегетативная части вайи более или менее рассечены. На поперечном разрезе может быть заметна развитая сердцевина, ксилема, разделенная однорядными сердцевидными лучами, камбий и флоэма. Проводящая система в виде эустелы. Спороангии свободные, терминальные. В Сибири встречается 6 видов рода, все они являются достаточно редкими. Отличаются друг от друга по степени рассечения пластинки вайи и степени срастания вегетативной и генеративной частей предпобега. Относительно чаще встречается Botrychium lunaria (Гроздовник полулунный) с одинождыперисто-рассеченной пластинкой вайи и сегментами в форме месяца. Произрастает на лугах, лесных опушках, в высокогорьях, разнотравных степях. Европейский вид Botrychium simplex (Гроздовник простой) внесен в "Красную книгу" России (1988). Helminthostachys zeylanica - Гельминтостахис цейлонский или червеколосник. В роде единственный вид, встречающийся в тропических лесах Шри-Ланки, Индии и до Северо-Восточной Австралии.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Не всегда усвоение ботанических знаний проходит гладко. Это связано и с обилием новых понятий, терминов, названий таксонов (в том числе латинских). В контрольных работах, написанных студентами, относительно часто можно встретить такое объяснение понятий, которое не столько ошибочно, сколько неудачно или двусмысленно выражено. В качестве показательных примеров имеет смысл процитировать наиболее оригинальные случаи. Хочется надеяться, что это будет способствовать более внимательному отношению к своим ответам. Орфография авторов сохранена. В конце цитаты - инициалы автора.

“Жизненный цикл - это чередование различных способов размножения” (Б.О.);

“Жизненный цикл - смена одного процесса другим” (А.Т.);

“Смена одного явления другим получило название жизненного цикла” (З.А.);

“Телом - элементарная единица высших растений” (К.И.);

“К.Линней ввел... половую систематику и наиболее эффективно систематизировал” (К.И.);

“Прикладная ботаника - это ботаника, которая была до К.Линнея” (А.О.);

“... сросшиеся спорангии для улучшения оплодотворения” (Б.М.);

“Rhyniophyta - первые наземные растения на Земле. Теллом у них присутствует. Они были горизонтальными, стелились по субстрату” (Т.О.);

“.... у плаунов функцию запаса веществ можно положить на женские споры...” (З.А.);

“... в полет отправлялись уже не гаметы, а сами гаметофиты” (К.А.);

“Сами гаметофиты и микроспоры утратили свою самостоятельность и стали паразитами на спорофите” (К.О.);

“...слизневые влагалища у мараттиевых” (Ф.А.);

“Толчком для освоения суши были избыточная рождаемость и избыточная смертность” (Д.М.);

“Избыточная рождаемость способствует ошибкам (мутациям)” (Д.М.);

“Жизненный цикл - период в жизни растения между одноименными фазами” (С.И.);

“...ортотрофные вертекальные теломы” (Н.В.);

“Телом - это элимент структурного тела появившая у высших растений... цилиндрические зеленые особи” (Н.В.);

“Жизненный цикл плаунов проходит со спорангиеносцами и спорами” (Е.А.);

“Синтелом - самотический уровень организации” (Н.В.);

“Эволюция шла полным ходом” (Я.И.);

“Появление папоротников шло по той же системе, что и у плаунов” (Н.В.).

“Вероятно опыления обратно пропорционально околоцветнику” (Н.В.);

“В мужском из фертильной части образовались лепестки” (Р.К.);

“И расположение соответственное: мужские - снизу, женские - сверху...” (Г.М.) - о строении цветка;

“Для усвоения суши растениям нужен был теллом” (К.Я);

“Телом - это стелющая структура с поставленными вертикально спорофитоносцами” (В.В.);

“Спорофиты не имеют приспособления для вскрывания поэтому пассивно сгнивают” (В.В.);

“Телом представляет собой цилиндр... Ось цвета земли...” (Щ.С.);

“Высшие растения характеризуются тканевым строением, двумя видами размножения и т.п.” (К.Н.);

“Жизненный цикл - промежуточное время между одинаковыми стадиями в жизни растения” (Т.М.);

“Телом - первая осмысленная структура у растений” (Т.А.);

“Телом - радиальное тело диплоидной природы” (Х.О., К.А.);

“Жизненный цикл - путь развития организмов от рождения до смерти” (Б.В.);

“Жизненный цикл - промежуток времени когда растение проходит все формы своего существования” (З.И.);

“В море жизнь процветала, а суша пустовала” (Р.А.).

“Новые” термины:

“Гемецелий” (Т.А.) - гинецей;

“Закрывало” (В.А.) - перихеций;

“Инградуция” (Ф.С); “Интерродукция” (П.К.); “Нитродукция” (Д.М.) - интродукция;

“Интугумент”, “Эндогумент” (С.И.); “Энтегумент” (О.А.); “Орнтогумент”, “Энтугумент”, “Энтогумент” (К.Г.) - интегумент;

“Сенангий” (С.И.) - синангий;
 “Калоиды” (К.Р.); “Коллоиды” (Я.И.) - каулоиды;
 “Купола” (Н.Е.) - купула;
 “Фелие” (Н.Е.); “Фелепер” (И.А.) - фертилигер;
 “Микропеле” (О.А.) - микропиле;
 “Нуцелиус” (О.А., С.А.) - нуцеллус;
 “Ризомой” (К.А.) - ризомоид;
 “Энергенций” (С.А.) - эмергенец;

“Новые” таксоны:

“Гавманитовые” (П.Е.) - Бовманитовые;
 “Кочерыжник” (В.А.) - Кочедыжник;
 “Динковые” (О.О.) - Гинкговые;
 “риниефы” (Б.О.) - Риниевые.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов И.И., Волкова Л.А. Определитель листостебельных мхов Карелии // *Arctoa*. 1998. Vol.7. Suppl.1. P.1-390.
- Абрамова А.Л., Савич-Любичкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 712 с.
- Арнаутова Е.М. Гаметофит некоторых видов рода *Woodsia* (*Woodsiaceae*) // *Ботан. журн.* 1988. Т.73. Вып.2. С.198-203.
- Бардунов Л.В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л.: Наука, 1969. 319 с.
- Бардунов Л.В. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск: Наука, 1974. 168 с.
- Бардунов Л.В. Очерк бриофлоры Сибири. Новосибирск: Наука, 1992. 97 с.
- Бачурина А.Ф., Партыка Л.Я. Печеночники и мхи Украины и смежных территорий. Киев: Наук.думка, 1979. 204 с.
- Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. Ботаника. Морфология и анатомия растений. М., 1988. 480 с.

- Васильев А.Н. Конспект флоры мохообразных в заповедниках “Столбы” и Саяно-Шушенском. Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 1992. 112 с.
- Гарибова Л.В., Дундин Ю.К., Коптяева Т.Ф., Филин В.Р. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. М.: Мысль, 1978. 365 с.
- Гричук В.П., Монозон М.Х. Определитель однолучевых спор папоротников из семейства *Polypodiaceae* R.Br., произрастающих на территории СССР. М.: Наука, 1971. 128 с.
- Гудошников С.В. Флора листостебельных мхов черного подпояса южных гор Сибири и проблема происхождения черневой тайги. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1986. 192 с.
- Жизнь растений. Т.4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. М.: Просвещение, 1978. 447 с.
- Игнатов М.С., Афонина О.М. Список мхов территории бывшего СССР // *Arctoa*. 1992. Vol.1 (1-2). P.1-85.
- Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Ботаника: Систематика растений. М.: Просвещение, 1975. 608 с.
- Константинова Н.А., Потемкин А.Д., Шляков Р.Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // *Arctoa*. 1992. Vol. 1 (1-2). P. 87-127.
- Красная книга РСФСР (растения). М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
- Красная книга СССР. Т.2. М.: Лесная пром-сть, 1984. 480 с.
- Красноборов И.М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 378 с.
- Криштофович А.Н. Палеоботаника. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 650 с.
- Мартьянов Н.М. Флора Южного Енисея // Ежегодник гос. музея им. Мартянова. Т.1. Вып. 2. Минусинск, 1923. С.1-162.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Мейен С.В. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990. 287 с.
- Мейер К.И. Практический курс морфологии архегонияльных растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 218 с.
- Мельничук В.М. Определитель листовых мхов средне полосы и Юга европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1970. 444 с.
- Мхи: Метод. указания к практ. занятиям / Краснояр. гос. ун-т; Сост. Н.В. Степанов. Красноярск, 1996. 29 с.
- Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 698 с.

- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. М.: Мир, 1990. Т.1. 348 с.; Т.2. 344 с.
- Савич-Любичкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука, 1968. 112 с.
- Савич-Любичкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л.: Наука, 1970. 826 с.
- Сергиевская Е.В. Практический курс систематики высших растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 448 с.
- Систематика высших растений: Рабочая программа. / Краснояр. гос. ун-т; Сост. Н.В. Степанов. Красноярск, 1999. 28 с.
- Степанов Н.В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна). Ч. 1: Ключ для определения семейств и конспект флоры / Краснояр. гос. ун-т. Красноярск, 1994. 108 с.
- Флора Красноярского края. Томск: Изд-во Том. ун-та. Вып.1. Lycopodiaceae - Hydrocharitaceae; Trapaеae. 1983. 84 с.
- Флора Сибири. (Т.1). Lycopodiaceae - Hydrocharitaceae. Новосибирск: Наука, 1988. 200 с.
- Флора Сибири и Дальнего Востока. Вып.5. Папоротникообразные. Filices. Л., 1930. 218 с.
- Флора СССР. Т.1. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 302 с.
- Хржановский А.Г. Курс общей ботаники. М.: Высш. шк., 1982. Ч. 1. Цитология, гистология, органография, размножение. 384 с.; Ч. 2. Систематика растений. 544 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
- Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР. Л.: Наука, 1976. Вып.1. 91 с.; 1979. Вып.2. 192 с.; 1980. Вып.3. 190 с.; 1981. Вып.4. 221 с.; 1982. Вып.5. 196 с.
- Шляков Р.Н. Печеночные мхи. Морфология, филогения, классификация. Л.: Наука, 1975. 148 с.
- Шмаков А.И. Определитель папоротников России. Барнаул: Изд-во Алтайск. гос. ун-та, 1999. 108 с.
- Шмаков А.И., Киселев А.Я. Обзор семейства Woodsiaceae Евразии. Барнаул: Изд-во Алтайск. гос. ун-та, 1995. 89 с.
- Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Berlin-Hamburg: Verlag Paul Parey, 1984. B.1. T.1. 310 s.

ЛИТЕРАТУРНЫЕ ИСТОЧНИКИ, ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ ДЛЯ СОСТАВЛЕНИЯ ИЛЛЮСТРАЦИЙ

- Абрамов И.И., Волкова Л.А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol.7. Suppl.1.
- Абрамова А.Л., Савич-Любичкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961.
- Гарибова Л.В., Дундин Ю.К., Коптяева Т.Ф., Филин В.Р. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. М.: Мысль, 1978.
- Жизнь растений. Т.4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. М.: Просвещение, 1978.
- Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Ботаника: Систематика растений. М.: Просвещение, 1975.
- Криштофович А.Н. Палеоботаника. Л.: Гостоптехиздат, 1957.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987.
- Мейер К.И. Практический курс морфологии архегонияльных растений. М.: Изд-во МГУ, 1982.
- Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
- Савич-Любичкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л.: Наука, 1970.
- Флора Сибири. (Т.1). Lycopodiaceae - Hydrocharitaceae. Новосибирск: Наука, 1988.
- Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР. Л.: Наука, 1976. Вып.1; 1979. Вып.2; 1980. Вып.3; 1981. Вып.4; 1982. Вып.5.
- Шмаков А.И. Определитель папоротников России. Барнаул: Изд-во Алтайск. гос. ун-та, 1999.
- Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Berlin-Hamburg: Verlag Paul Parey, 1984. B.1. T.1.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	Ошибка! Закладка не определена.
SUPERREGNUM EUCARYOTA, REGNUM VEGETABILIA (CHLOROBIONTA, PLANTAE), SUBREGNUM EMBRYOBIONTA.....	5
DIVISIO RHYNIOPHYTA.....	5
CLASSIS RHYNIOPSIDA.....	6
Ordo Rhyniales.....	6
Ordo Psilophytales (Trimerophytales).....	9
CLASSIS HORNEOPHYTOPSIDA.....	12
Ordo Horneophytales.....	12
Сателлитные таксоны отдела RHYNIOPHYTA.....	12
DIVISIO ZOSTEROPHYLLOPHYTA.....	13
CLASSIS ZOSTEROPHYLLOPSIDA.....	14
Ordo Zosterophyllales.....	14
Сателлитные таксоны отдела ZOSTEROPHYLLOPHYTA.....	15
DIVISIO PSILOTOPHYTA.....	15
CLASSIS PSILOTOPSIDA.....	16
Ordo Psilotales.....	16
DIVISIO BARINOPHYTA.....	17
CLASSIS BARINOPSIDA.....	18
Ordo Barinales.....	18
DIVISIO LYCOPODIOPHYTA.....	19
CLASSIS DREPANOPHYCOPSIDA.....	20
CLASSIS LYCOPODIOPSIDA.....	21
Ordo Lycopodiales.....	21
Ordo Huperziales.....	23
Ordo Phylloglossales.....	23
CLASSIS PROTOLEPIDODENDROPSIDA.....	24
CLASSIS ISOETOPSIDA.....	27
Ordo Lepidocarpaceles.....	28
Ordo Isoetales.....	32
Сателлитные таксоны класса ISOETOPSIDA.....	33
CLASSIS SELAGINELLOPSIDA.....	34
Ordo Selaginellales.....	35
DIVISIO EQUISETOPHYTA.....	37
CLASSIS BOWMANITIOPSIDA.....	38
Ordo Bowmanitales.....	39
CLASSIS EQUISETOPSIDA.....	41
Ordo Calamostachyales.....	42
Ordo Equisetales.....	46
Сателлитные таксоны отдела EQUISETOPHYTA.....	51
DIVISIO ANTHOCEROTOPHYTA.....	53
CLASSIS ANTHOCEROTOPSIDA.....	54
Ordo Anthocerotales.....	54
DIVISIO BRYOPHYTA.....	55
CLASSIS MARCHANTIOPSIDA.....	55
SUBCLASSIS MARCHANTIIDAE.....	56
Ordo Marchantiales.....	57
Ordo Ricciates.....	60
SUBCLASSIS - JUNGERMANNIIDAE.....	60
Superordo Haplomitrianae.....	61
Ordo Haplomitriales.....	61
Superordo Takakianaes.....	62
Ordo Takakiales.....	62

Superordo Metzgerianae.....	63
Ordo Fossombroniales.....	63
Ordo Metzgeriales.....	63
Superordo Jungermannianae.....	66
Ordo Ptilidiales.....	66
Ordo Lepidoziales.....	68
Ordo Jungermanniales (Lophoziales).....	70
Subordo Porellinae.....	72
Subordo Radulinae.....	72
CLASSIS BRYOPSIDA.....	73
SUBCLASSIS SPHAGNIDAE.....	73
Ordo Protosphagnales.....	74
Ordo Sphagnales.....	74
SUBCLASSIS ANDREAIDAE.....	76
Ordo Andreaeales.....	77
SUBCLASSIS BRYIDAE.....	78
Ordo Tetraphidales.....	79
Ordo Polytrichales.....	80
Ordo Buxbaumiales.....	81
Ordo Schistostegales.....	81
Ordo Fissidentales.....	82
Ordo Ortotrichales.....	82
Ordo Dicranales.....	83
Ordo Pottiales.....	85
Ordo Grimmeriales.....	86
Ordo Funariales.....	87
Ordo Bryales.....	89
Ordo Leucodontales.....	93
Ordo Hypnales.....	95
DIVISIO POLYPODIOPHYTA.....	102
CLASSIS CLADOXYLOPSIDA.....	104
Ordo Cladoxylales.....	105
Ordo Ibykales.....	106
CLASSIS ZYGopteridopsida.....	107
Ordo Zygoteridales.....	108
CLASSIS BOTRYOPTERIDOPSIDA.....	112
Ordo Botryopteridales.....	113
CLASSIS MARATTIOPSIDA.....	116
Ordo Marattiales.....	117
CLASSIS POLYPODIOPSIDA.....	120
SUBCLASSIS OSMUNDIDAE.....	120
Ordo Osmundales.....	120
SUBCLASSIS SCHIZEIDAE.....	123
Ordo Schizeales.....	123
Ordo Pteridales.....	125
SUBCLASSIS HYMENOPHYLLIDAE.....	130
Ordo Hymenophyllales.....	130
Ordo Cyatheales.....	132
Ordo Dicksoniales.....	134
Ordo Dryopteridales.....	137
SUBCLASSIS POLYPODIIDAE.....	153
Ordo Gleicheniales.....	153
Ordo Matoniales.....	154
Ordo Dipteridales.....	156
Ordo Polypodiales.....	157
SUBCLASSIS MARSILEIDAE.....	160
Ordo Marsileales.....	161

SUBCLASSIS SALVINIIDAE	162
Ordo Salviniiales.....	162
CLASSIS ANEUROPHYTOPSIDA	163
Ordo Aneurophytales.....	165
CLASSIS ARCHAEOPTERIDOPSIDA	166
Ordo Archaeopteridales	166
CLASSIS OPHIOGLOSSOPSIDA	168
Ordo Ophioglossales.....	169
ПОСЛЕСЛОВИЕ	172
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	174

Степанов Николай Витальевич
Высшие споровые растения

Подписано в печать 03.04.2003

Тиражируется на электронных носителях

Заказ 271

Дата выхода 00.04.2003

Адрес в Internet: www.lan.krasu.ru/studies/editions.asp

Отдел информационных ресурсов управления информатизации КрасГУ
660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 79, ауд. 22-05, e-mail:
info@lan.krasu.ru

Издательский центр Красноярского государственного университета
660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 79, e-mail: rio@lan.krasu.ru